This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.
+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.
+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.
+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

~~Bot 358.79~~
VS 1650.79(3, pt 1-2

BOUGHT WITH
THE INCOME FROM THE
SUBSCRIPTION FUND
BEGUN IN 1858.

NOV 18 188

DEPOSITED
IN THE
BIOLOGICAL LABORATORY

Gen.

ENCYKLOPÆDIE

DER

NATURWISSENSCHAFTEN

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. W. FÖRSTER, PROF. DR. A. KENNGOTT,
PROF. DR. LADENBURG, DR. ANT. REICHENOW,
PROF. DR. SCHENK, GEH. SCHULRATH DR. SCHLÖMILCH,
PROF. DR. G. C. WITTSTEIN, PROF. DR. VON ZECH.

I. ABTHEILUNG.

I. THEIL:

HANDBUCH DER BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

PROFESSOR DR. A. SCHENK.

BRESLAU,
VERLAG VON EDUARD TREWENDT.
1884.

Partiganai.

HANDBUCH

DER

BOTANIK

HERAUSGEGEBEN

VON

PROFESSOR DR. A. SCHENK.

UNTER MITWIRKUNG

VON

PROF. DR. DETMER ZU JENA, PROF. DR. DRUDE ZU DRESDEN,
DR. FALKENBERG ZU GÖTTINGEN, PROF. DR. A. B. FRANK ZU BERLIN,
PROF. DR. GOEBEL ZU ROSTOCK, PROF. DR. HABERLANDT ZU GRAZ,
DR. HERMANN MÜLLER (†), PROF. DR. PFITZER ZU HEIDELBERG, PROF.
DR. SADEBECK ZU HAMBURG, DR. W. ZOPF ZU HALLE.

MIT 160 HOLZSCHNITTEN.

DRITTER BAND

ERSTE HÄLFTE.

BRESLAU,
VERLAG VON EDUARD TREWENDT.
1884.

VS 7650.79 (3, pt. 1-2)
~~V. 935~~
~~Bot 358.79~~
HARVARD COLLEGE
NOV 13 1887
LIBRARY.
Subscription Fund.

Das Recht der Uebersetzung bleibt vorbehalten.

Inhaltsverzeichniss.

I. Die Spaltpilze

von Dr. W. Zopf.

Seite

Einleitung. Stellung im Pflanzensystem. — Vorkommen 1

Abschnitt I. Morphologie.

- I. Vegetative Zustände.
  - A. Formenkreis 4
  - B. Theilung und Fragmentbildung 9
  - C. Bestandtheile der Spaltpilzzelle.
    - 1. Membran 12
    - 2. Inhalt 13
  - D. Bewegungsorgane 15
- II. Sporenbildung 17
- III. Zoogloeenbildung.
  - A. Vorkommen und äussere Erscheinung 20
  - B. Entstehung der Zoogloeen 21

Abschnitt II. Physiologie.

- I. Ernährung der Spaltpilze.
  - 1. Ernährung durch organische Verbindungen 24
  - 2. Ernährung durch Mineralstoffe 25
  - 3. Einfluss der Ernährungsweise auf die Formausbildung 27
  - 4. Einfluss der Ernährungsweise auf die physiologischen Eigenschaften 28
- II. Wirkungen der Spaltpilze auf das Substrat 28
  - Fäulnisswirkungen 29
  - Gährwirkungen 29
- III. Verhalten gegen Temperaturen 33
- IV. Verhalten gegen Gase 36
- V. Verhalten zum Licht 38
- VI. Verhalten gegen Electricität 38
- VII. Verhalten gegen chemische Stoffe.
  - 1. Verhalten gegen Säuren und Alkalien 40
  - 2. Verhalten gegen andere giftig wirkende Stoffe 41

Abschnitt III. Methoden der Untersuchung.

- I. Fragestellung 41
- II. Methode der Sterilisirung 42
- III. Methoden zur Gewinnung reinen Aussaatmaterials.
  - 1. Kleb's Methode der fractionirten Cultur 43
  - 2. Nägeli's Verdünnungsmethode 43
  - 3. Brefeld's Methode der Gelatinecultur 44
- IV. Methoden der Präparation und der direkten mikroskopischen Beobachtung 45

Abschnitt IV. Entwicklungsgeschichte und Systematik.

Seite
I. Coccaceen 48
Leuconostoc 48
II. Bacteriaceen.
Gattung 1. Bacterium.
1. Bacterium aceti 51
2. B. Pastorianum 52
3. B. Fitzianum 52
4. B. cyanogenum 53
5. B. merismopedioïdes 56
6. B. subtile und Anthracis 56
7. B. acidi lactici 65
8. B. Ulna 66
9. B. tumescens 66
10. B. Tuberculosis 67
11. B. ianthinum 68
12. B. Zopfii 68
Gattung 2. Clostridium.
1. Cl. butyricum 69
2. Cl. Polymyxa 71
III. Leptotricheen.
Genus I. Crenothrix.
Cr. Kühniana 72
Genus II. Beggiatoa. 74
1. B. alba 76
2. B. roseo-persicina 79
3. B. mirabilis 80
Genus III. Phragmidiothrix.
Ph. multiseptata 80
Genus IV. Leptothrix.
L. buccalis 80
IV. Cladotricheen.
Genus: Cladothrix.
1. Cladothrix dichotoma 83
2. Cl. Försteri 85
3. Sphaerotilus natans 86
Unvollständig bekannte Spaltpilze. Nur in Schraubenform bekannt.
Vibrio Rugula. Spirochaete plicatilis. Sp. Obermeieri. Myconostoc gregarium. Spirillum amyliferum . . . . 86—89
Nur in Coccenform bekannt.
Micrococcus pyocyaneus. Ascococcus Billrothii. Pilz der Hühnercholera. Sarcina ventriculi. Micrococcus Vaccinae. M. bombycis. M. diphtheriticus. M. Erysipelatis. M. ureae. M. prodigiosus. M. aurantiacus. M. chlorinus. M. violaceus. M. luteus . . . . 89—96
Nur in Stäbchenform bekannt.
Bacterium synxanthum. Bacillus ruber. B. erythrosporus. B. Leprae. Panhistophyton ovatum . . . . 96—97

II. Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane

von Prof. Dr. K. Goebel.

A. Allgemeiner Theil.

1. Zur Geschichte 100
2. Die Metamorphosenlehre 103

Seite
3. Entwicklungsgeschichte und Teratologie 114
4. Die morphologische Dignität 125
5. Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie 133
6. Organbildung und Zellanordnung 135
7. Symmetrieverhältnisse 141

B. Specieller Theil.

I. Entwicklungsgeschichte des Sprosses.

1. Kapitel. Entwicklungsgeschichte des Laubsprosses 157
§ 1. Embryologie 157
§ 2. Der Vegetationspunkt 176
1. Charakteristik des Vegetationspunktes 176
2. Form und Lage des Vegetationspunktes 177
3. Art der Organanlage am Vegetationspunkt 181
4. Entstehungsfolge der Organanlage am Vegetationspunkt 185
5. Verzweigungsmodus 188
6. Verkümmerung. Ruhende Knospen 200
§ 3. Blattentwicklung 206
1. Blattwachsthum im Allgemeinen 209
2. Formentwicklung des Blattes 214
3. Abgeleitete Blattformen 233
Heterophyllie der Wasserpflanzen 262
§ 4. Metamorphe Sprossformen 268
1. Phyllocladien 268
2. Cacteenform 270
3. Dornsprosse und Ranken 271
4. Wurzelähnliche Sprossen 271

II. Entwicklungsgeschichte des Sexualsprosses (der Blüthen).

§ 1. Blüthenbildung im Allgemeinen; Blüthenentwicklung der Gymnospermen 272
§ 2. Blüthenentwicklung der Angiospermen 277
I. Entwicklung des Kelches 285
II. Entwicklungsgeschichte der Blumenkrone 288
III. Entwicklung des Androeceums 294
IV. Entwicklung des Gynaeceums 307
A. Oberständiges Gynaeceum 309
B. Unterständiges Gynaeceum 324
III. Entwicklung der Anhangsgebilde 335
II. Abtheilung. Entwicklungsgeschichte der Wurzel 340
§ 1. Charakteristik der Wurzeln. Wachsthum derselben 341
§ 2. Anlegung der Wurzeln 348
§ 3. Metamorphe Wurzeln 355
Anhang: Die Parasiten 361
§ 1. Rückbildung der Vegetationsorgane von Parasiten und Saprophyten . . 365
1. Vegetationsorgane 365
2. Blüthen- und Embryobildung 366
Saprophyten 367

Seite
Parasiten 367
Rhinanthaceen 367
Orobanchen 367
Santalaceen 367
Loranthaceen 368
Balanophoreen 368
Rafflesiaceen 369
Hydnoreen 369
§ 2. Die Organentwicklung der Parasiten 370
Rhinanthaceen 370
Thesium 371
Cuscuta 372
Orobanchen 374
Viscum 376
Rafflesiaceen 379
Balanophoreen 381

III. Abtheilung. Entwicklungsgeschichte der Fortpflanzungsorgane.

1. Kapitel: Entwicklungsgeschichte der Sporangien 382
§ 1. Bau der Sporangien 383
§ 2. Form der Sporangien 384
§ 3. Entwicklung der Sporangien 384
Microsporangien der Gymnospermen 393
Angiospermen 395
Entwicklungsgeschichte der Makrosporangien (Samenknospen) der Samenpflanzen . 400
Cycadeen 400
Coniferen 402
Angiospermen 404
2. Kapitel: Entwicklung der Sexualorgane 410
Berichtigungen 431

Die Spaltpilze.

Von

Dr. W. Zopf,

Privatdocenten der Botanik an der Universität und der landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin.

Einleitung.

Stellung im Pflanzensystem — Vorkommen.

Die neuesten Untersuchungen an Spaltpilzen und Spaltalgen haben zu dem wichtigen Resultat geführt, dass beide Thallophytengruppen in ihrem gesammten Entwicklungsgange sowohl, als in der Morphologie der einzelnen Entwicklungsstadien eine ausserordentlich nahe Verwandtschaft zeigen, die eine Vereinigung beider Gruppen zu einer einzigen grossen Familie, der Familie der Spaltpflanzen, nicht bloss ermöglicht, sondern sogar als unabweissliche Forderung hinstellt.[1] Gegenüber dieser morphologischen Einheitlichkeit aber macht sich eine durchgreifende Verschiedenheit beider Gruppen in physiologischer Beziehung bemerkbar: und diese liegt im Chlorophyllgehalt auf der einen, im Chlorophyllmangel auf der anderen Seite. Die Spaltalgen besitzen vermöge ihres Chlorophyllgehalts die Fähigkeit Kohlensäure zu assimiliren und sich auf diesem Wege das Material zum Aufbau der Zellen selbst zu bereiten. Den Spaltpilzen mangelt diese Fähigkeit; sie sind daher, wie die echten Pilze und die Thiere auf bereits vorgebildete organische Substanz, auf höhere Kohlenstoffverbindungen und Stickstoffverbindungen angewiesen, die sie in eigenthümlicher Weise zersetzen, in der Regel Gährungs- und Fäulnisserscheinungen hervorrufend.[2] Solche Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen bieten sich nun den Spaltpilzen überall dar und zwar unter zweifacher Form; einmal in Gestalt von organisirten Körpern, von todten und lebenden thierischen und pflanzlichen Leibern und das andere Mal in unorganisirter Form, in Gestalt von Lösungen oder Infusionen. Gewisse Spaltpilze sind vorzugsweise oder ausschliesslich auf todte Organismen oder auf Lösungen angewiesen. Man pflegt sie als Saprophyten zu bezeichnen. Andere ziehen lebende Thier- und Pflanzenkörper vor: man pflegt sie Parasiten zu nennen.

---

[1] Vergl. W. Zopf, Zur Morphologie der Spaltpflanzen. (Leipzig bei Veit u. Comp. 1882), wo man die wesentlichsten Züge der Affinität beider Gruppen gezeichnet findet. Vergl. ferner Cohn, Beitr. z. Biol. Band I. Heft II, Untersuchungen über Bacterien, pag. 184, Verwandtschaftsbeziehungen der Bacterien.

[2] Es ist noch nicht lange her, dass man die Spaltpilze mit Ehrenberg und Dujardin für Thiere ansah und sie als Gruppe der *Vibrionia* zu den Infusorien stellte. Das Verdienst sie als Pflanzen erkannt zu haben gebührt Cohn (1853), der sie den Algen zureihte, bis Nägeli sie als »Spaltpilze« den Pilzen zuwies.

Als Saprophyten treten sie auf in stehenden oder auch fliessenden Gewässern, die einen gewissen Reichthum an organischen Substanzen aufweisen und daher als »Infusionen im Grossen« anzusprechen sind, wie z. B. Abwässer der Zuckerfabriken, wo sie auf dem Schlamm oft ausgedehnte weissliche Ueberzüge bilden; in Misttümpeln, an deren Oberfläche sie Kahmhäute bilden, in Cloaken, Brunnen, in Reservoiren und Röhren der Wasserleitungen, Drainirröhren etc., wo sie bei einem gewissen Eisengehalt des Wassers ochergelbe bis braune, in grösseren Massen Schlamm bildende Verunreinigungen darstellen. Bisweilen sieht man das Wasser von Teichen und Tümpeln, in denen Algen oder andere Pflanzen, Thiere etc. faulen, sich mehr oder minder intensiv blutroth färben, eine Erscheinung, die auch im Brackwasser der Küsten oft auf weite Strecken hin verfolgbar auftritt und die gleichfalls von Spaltpilzvegetationen herrührt.

Aber auch in »Infusionen im Kleinen« treten sie auf, mögen diese nun mit vegetabilischen oder animalischen Theilen künstlich hergestellt sein, so in Heuaufguss, Kartoffelinfusion, Fleischaufgüssen, desgleichen in Infusionen fleischiger Wurzeln, stickstoffreicher Samen (Bohnen, Erbsen) etc. Sie siedeln sich in unseren Getränken (Milch, Bier, Wein) an, wenn diese einige Zeit der Luft ausgesetzt werden und rufen in ihnen Trübungen hervor. Unsere Speisen (Gemüse, Fleisch, Eier, Conserven) müssen besonders geschützt werden, wenn sie nicht bald durch Spaltpilze verdorben werden sollen. Besonders reich sind auch die Excremente der Thiere an Spaltpilzen. In animalischen und vegetabilischen Leichen entwickeln sich diese Organismen in grösster Massenhaftigkeit.

Auch in den organische Reste enthaltenden Bodenschichten, sobald sich diese in hinreichend befeuchtetem Zustande befinden oder überfluthet werden, siedeln sich Spaltpilze an, und zwar um so reichlicher, je mehr der Boden durch organische Stoffe verunreinigt erscheint.

So lange alle die genannten festen und flüssigen Substrate befeuchtet oder vor dem Austrocknen geschützt sind, bleiben die Spaltpilze ihnen anhaftend. Sobald jedoch eine Austrocknung der Unterlage eintritt, werden die Zellen durch die Luftströmungen in die Atmosphäre geführt, von wo aus sie sich bei Windstille wieder herabsenken oder durch atmosphärische Niederschläge hernieder geführt werden.

Die Spaltpilze gelangen bei der Athmung und mit Speisen und Getränken in das menschliche und thierische Athmungs- und Verdaungssystem, oft in grossen Mengen, wie z. B. beim Genuss von altem Käse, saurer Milch, Sauerkraut etc. Im gesunden Magen kommen sie jedoch infolge des Säuregehalts desselben gar nicht oder nur schwach zur Entwicklung und werden mit den Excrementen endlich ausgestossen.

Viele Spaltpilze gewinnen parasitische Angriffskraft, die sie sowohl am menschlichen und thierischen, als auch am pflanzlichen Körper geltend machen. In den Organen von Thieren und Menschen, rufen sie meist schnelle Zersetzungen und damit die gefährlichsten Infections-Krankheiten (Milzbrand, Diphtheritis, Pocken, Rückfallstyphus, Blutvergiftung, Tuberculose, Hautkrankheiten, Geschlechtskrankheiten etc.) hervor. Sie werden von Körper zu Körper übertragen, besitzen also den Character von Contagien (Contagienpilzen).[1] Aber auch in vollkommen gesunden Organen fand man Spaltpilze vor, so z. B nach TIEGEL, BURDON SANDERSON und NENCKI in Muskeln, Leber, Pankreas, Milz, Speicheldrüsen, Hoden etc. Wahrscheinlich gelangen sie vom Darme aus in diese Körpertheile hinein. Es wird in den Organen keine Fäulniss hervorgerufen, so lange die normalen chemischen und physikalischen Vorgänge in den Zellen sich abspielen und damit das Aufkommen der Entwicklung der Spaltpilze verhindern. Nur da, wo die Concurrenz der thierischen Zellen zu schwach wird, tritt Vermehrung der Spaltpilze und damit Zersetzung ein.

---

[1] Die schädliche Wirkung der Spaltpilze innerhalb des Körpers besteht darin, dass sie demselben die besten Nährstoffe und den Blutkörperchen den Sauerstoff entziehen, dass sie Zucker und die leichter zersetzbaren Verbindungen durch Gährwirkung zerstören und giftige Fäulnissproducte bilden (Nägeli).

Für Pilz-Wucherungen im menschlichen (und thierischen) Körper gebraucht man in der medicinischen Wissenschaft den Ausdruck »Mycosen« für Spaltpilz-Vegetationen die Bezeichnung »bacteritische Mycosen«.

Man darf mit NÄGELI annehmen, dass alle parasitisch im thierischen und pflanzlichen Körper auftretenden Spaltpilze aus gewöhnlichen unschädlichen, saprophytischen Spaltpilzen entstehen. Für einen Schizomyceten ist diese Annahme bereits wissenschaftlich sicher gestellt, nämlich für den Milzbrandpilz, der wie BUCHNER nachwies, von dem im Heuaufguss etc. lebenden Heupilz abstammt.

Die etwaige aus der höchst einfachen Organisation abzuleitende Vermuthung, es möchten die Spaltpilze erst in einer der jüngsten Erdepochen entstanden sein, erweist sich einer neuerdings gefundenen Thatsache gegenüber als nicht zutreffend. Es wurde nämlich vor einiger Zeit eine Entdeckung gemacht, zufolge deren Spaltpilze bereits zur Zeit der Steinkohlenperiode existirt haben müssen. Wie VAN TIEGHEM an Dünnschliffen verkieselter Coniferenwurzeln constatirte, kommen dort nämlich in der Rinde und dem die Gefässbündelelemente trennenden Zwischengewebe bisweilen Massen eines mit *Clostridium butyricum* der Form nach identischen Spaltpilzes vor, von dem noch alle characteristischen Entwicklungsstadien (isolirte Stäbchen, zu Fäden verbundene Stäbchen, die sporenbildenden spindeligen Zellen) erhalten sind. Das umgebende Gewebe zeigt deutliche Spuren von Zerstörung, wie sie noch heute in Coniferenwurzeln von jenem Spaltpilz hervorgerufen werden.[1])

Wie ich in Gemeinschaft mit Zahnarzt Dr. W. MILLER constatirt habe, kommen im Weinstein der Zähne ägyptischer Mumien durch die Kalkmasse geschützt, wohlerhaltene Spaltpilze vor, die mit unserer heutigen *Leptothrix buccalis* vollkommen identisch sind, sowohl nach der Form als nach den Dimensionen der Entwicklungszustände. Im Laufe von mehreren Jahrtausenden hat dieser Spaltpilz also keine merkliche Wandlung in seinen Formen erfahren.

Die Spaltpilze entstehen überall nur da, wo ihre Keime, seien es vegetative, seien es Dauerzustände (Sporen) vorhanden sind. Früher war man anderer Ansicht; man nahm an, dass gerade die Schizomyceten wegen ihrer Kleinheit und ihrer einfachen Organisation unmittelbar aus unorganisirter, also lebloser Materie entstehen könnten (durch die sogen. Urzeugung, spontane Entstehung, Archigenesis, Generatio spontanea, G. aequivoca). Man stützte sich hierbei vorzugsweise auf die Thatsache, dass sich in vollständig ausgekochten Nährflüssigkeiten, in die kein Keim aus der Luft gelangen konnte, dennoch häufig Spaltpilzvegetationen einstellten. Durch die Siedehitze werden, so sagte man sich, alle Pflanzenkeime, also auch die Spaltpilzzellen getödtet, ergo können die sich in ausgekochten Flüssigkeiten entwickelnden Spaltpilze nicht aus Keimen entstanden sein; sie müssen sich unmittelbar aus den Substanzen der Nährflüssigkeit spontan entwickelt haben.

---

[1]) VAN TIEGHEM, Sur le ferment butyrique à l'époque de la houille. (Compt. rend. 29. Dec. 1879.) Nach COHN (Beiträge zur Physiologie der Phycochromaceen, MAX SCHULTZE's Archiv. Bd. III.) kommen als Einschlüsse des Carnalits von Stassfurt Fäden vor, welche mit Leptothrixartigen Spaltpilzen die grösste Aehnlichkeit haben. Doch ward ihre organische Natur noch nicht wissenschaftlich sicher gestellt.

Die Praemisse, dass alle Spaltpilzkeime durch Siedehitze zu Grunde gehen, hat sich nun aber nach COHN's Untersuchungen in so fern als unhaltbar erwiesen, als nachweislich Dauersporen bei Siedetemperatur ihre Keimfähigkeit nicht einbüssen. Damit ist der Lehre von der Urzeugung ein wesentliches Argument entzogen, und die Möglichkeit der Lösung dieser Frage, welche von der modernen Naturanschauung nicht ohne Weiteres geleugnet werden kann, ins Unbestimmte hinaus geschoben.

Abschnitt I.

Morphologie.

I. Vegetative Zustände.

A. Formenkreis.

Die vegetativen Zustände der Spaltpilze treten in verschiedenen Formen auf, denen die bisherigen Spaltpilzsystematiker, namentlich COHN[1]) besondere Namen verliehen.[2])

Im Allgemeinen lassen sich diese Formen in vier Gruppen bringen: 1. Coccenformen, 2. Stäbchenformen, 3. Fadenformen, 4. Schraubenformen.

Die Coccen (Fig. 1, a b) besitzen kugelige oder ellipsoïdische Gestalt und sehr verschiedene, etwa zwischen 0,5 und 12 Mikr. schwankende Grösse. Die kleineren Coccenformen werden als Micrococcen, die grösseren als Macrococcen oder Monasformen bezeichnet.

Die Stäbchenformen (Fig. 1, c d e f) stellen cylindrische Zellen von gleichfalls sehr schwankenden Dimensionen dar. Kürzere dieser Formen pflegt man als Kurzstäbchen (Bacterien) (Fig. 1. c), längere als Bacillen oder Langstäbchen (Fig. 1, d) zu bezeichnen.[3]) (Mehr spindelige Stäbchen nennt man theils *Clostridium* (Fig. 1, e), theils *Rhabdomonas).*

Die Fadenformen sind entweder einfach (Fig. 1, g) und werden dann als *Leptothrix* unterschieden, zumal wenn sie dünnfädig erscheinen; oder mit *Tolypothrix*-' oder *Scytonema*-artiger Pseudoverzweigung versehen (Fig. 1, o und Fig. 3), und solche Formen pflegt man *Cladothrix* zu nennen.

Unter der Bezeichnung Schraubenformen (Spirobacterien) versteht man theils Stäbchen-, theils Fadenformen, welche bald mehr, bald weniger korkzieherartig gewunden sind. Schrauben, mit relativ bedeutendem Durchmesser und grösserer Fadendicke heissen Spirillen (Fig. 1, k), oder, wenn sie Schwefelkörner führen, Ophidomonaden. Schrauben mit ausgezogenen Windungen Vibrionen (Fig. 1, h i); sehr dünne Schrauben mit geringem Querdurchmesser und geringer Höhe der Windungen Spirochaeten (Fig. 1, n); bandartige, zugespitzte Schrauben (Fig. 1, m) Spiromonaden; flexile Schrauben mit haarflechtenartig umeinander sich flechtenden Windungen (Fig. 1, l) Spirulinen.

---

[1]) Vergl. COHN, Beitr. z. Biologie. Bd. I. Heft II.: Untersuchungen über Bacterien.

[2]) Diese Namen sind zum Theil überflüssiger Ballast, aber sie werden noch einige Zeit mitgeschleppt werden müssen, da sie in zahlreichen Schriften immer und immer wiederkehren und ihre Kenntniss für das Verständniss derselben nöthig ist.

[3]) In den Spaltpilzschriften COHN's u. A. werden bisweilen auch längere (bacillenartige) Stäbchen als »*Bacterium*« bezeichnet.

Nach der von Cohn begründeten Theorie von der Constanz der Spaltpilzformen hat man anzunehmen, dass die oben bezeichneten Formen morphologisch volle Selbstständigkeit besitzen, d. h. unter den verschiedensten Ernährungsbedingungen nur immer ihresgleichen erzeugen, also zu einander nicht in genetische Beziehungen treten. So vermag z. B. irgend eine Micrococcusform nach Cohn nur immer wieder Micrococcen zu erzeugen, nicht aber Stäbchen- oder Schraubenformen; so sollen ferner Spirillenformen nur immer wieder Spirillen, nicht etwa auch Stäbchen und Coccen bilden u. s. f.

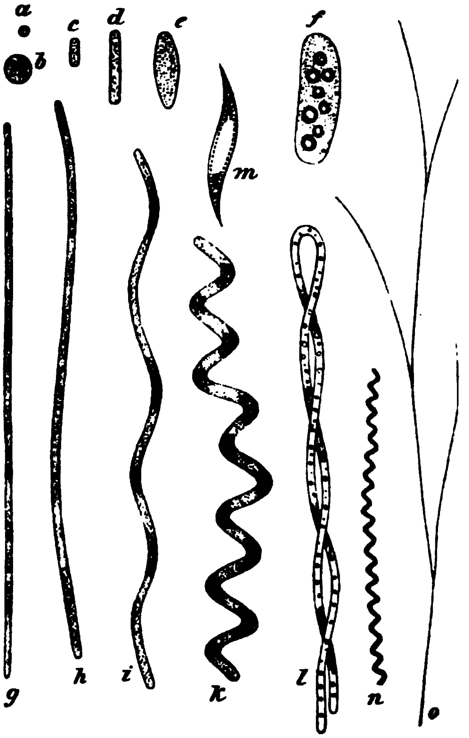


Fig. 1. (B. 288.)

a) Micrococce; b) Macrococce mit Schwefelkörnchen; Monasform; c) Bacteriumform; d) Bacillusform; e) Clostridiumform; f) Monasform (*Monas Okenii*) mit Schwefelkörnern; g) Leptothrixform; h i) Vibrioform; k) Spirillumformen; l) Spirulinenform (von *Beggiatoa alba;* mit Schwefelkörnchen); m) Spiromonasform; n) Spirochaeteform; o) Cladothrixform (m nach Warming, alle übrigen nach der Natur).

Diese Theorie hat nur noch historischen Werth. Sie ist in neuester Zeit verdrängt worden durch die von Billroth (*Coccobacteria septica.* Berlin 1874) und Nägeli (Die niederen Pilze in ihren Beziehungen zu den Infectionskrankheiten. München 1876) aufgestellte Lehre vom genetischen Zusammenhang der Spaltpilzformen. Diese Lehre besagt, dass die Spaltpilze, vielleicht mit wenigen Ausnahmen, befähigt sind, verschiedene den oben charakterisirten Vegetationsformen entsprechende Entwicklungs-Stadien zu durchlaufen. Nachdem durch Cienkowski's Studien an gewissen Spaltpilzen 1) (sowie durch Neelsen's Untersuchung an dem Pilz der blauen Milch 2) der genetische Zusammenhang von Coccen-, Stäbchen- und Leptothrixformen nachgewiesen war, wurde von mir selbst (l. c.) gezeigt, dass die höchst-entwickelten Spaltpilze (*Cladothrix*, *Beggiatoa*) nicht bloss jene Entwicklungsformen, sondern auch Schraubenformen in allen Modificationen (Spirillen, Spirochaeten, Vibrionen, Ophidomonaden zu bilden vermögen. 3) Neuerdings wurde von Buchner 4) auch für den Heupilz, Milzbrandpilz und die

---

1) Zur Morphologie der Bacterien. Petersburg 1876.

2) Studien über die blaue Milch in Cohn, Beitr. zur Biologie. Bd. III.

3) Ueber den genetischen Zusammenhang von Spaltpilzformen. Sitzungsber. der Berliner Akademie. März 1881. und: Zur Morphologie der Spaltpflanzen. Leipzig 1882.

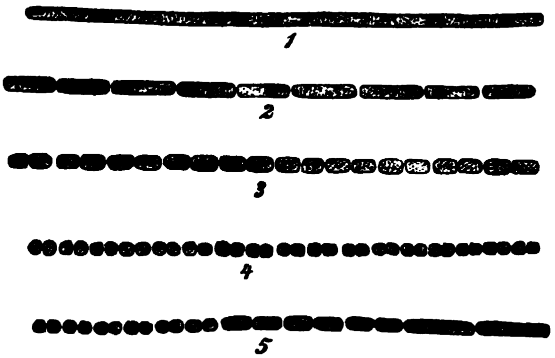
4) In Nägeli's Untersuchungen über niedere Pilze.

Glycerinäthylbacterie ausser der Stäbchen- und Fadenform die Coccenform constatirt. Für die *Leptothrix buccalis* wies MILLER[1]) gleichfalls Coccen, Stäbchen und Schrauben nach.

Die Umwandlung der einen Spaltpilzform in die andere ist, wie NÄGELI[2]) zuerst betonte, im Allgemeinen abhängig von den Nährverhältnissen. Den Spaltpilzen durchaus analog verhalten sich, wie neuerdings vom Verfasser[3]) gezeigt wurde, in diesem Punkte die Spaltalgen. Ihre den Spaltpilzformen entsprechenden Entwicklungsstadien (Coccen-, Stäbchen-, Faden- und Schraubenformen) sind gleichfalls ein Product veränderter Ernährungsbedingungen.

Zum Zweck der Auffindung der verschiedenen Entwicklungsformen eines Spaltpilzes hat man den letzteren unter möglichst verschiedenen Ernährungsbedingungen (verschiedenen Nährmedien, verschiedenen Temperaturen etc.) zu cultiviren.

Der Entwicklungsgang der einfacher organisirten Spaltpilze, wie z. B. des Essigpilzes *(Bacterium aceti)* ist im Allgemeinen der, dass aus der Coccenform Kurzstäbchen, aus diesen Langstäbchen sich entwickeln. Bleiben letztere bei fortgesetzter Theilung an einander gereiht, so entstehen Fäden (Lepothrixform) (Fig. 2, 1). Die Langstäbchen derselben (Fig. 2, 2) theilen sich später wieder in Kurzstäbchen (Fig. 2, 3.) und diese in Coccen (Fig. 2, 4). Letztere erscheinen als Endproducte fortgesetzter Zweitheilung und werden daher auch als Gonidien bezeichnet.



(B. 289.) Fig. 2.

700 : 1. Fadenzustände eines in Schlammaufgüssen lebenden Spaltpilzes *(Bacterium Merismopedioïdes* ZOPF) auf verschiedenen Stufen der Gliederung. 1. Scheinbar ungegliedert, 2. in Langstäbchen (Bacillen), 3. in Kurzstäbchen (Bacteriumform), 4. in Coccen, 5. in Langstäbchen, Kurzstäbchen und Coccen gegliedert.

Bemerkenswerth ist, dass die Fadenzustände häufig und meistens grade im Zustande kräftigster Vegetation, keine Spur von Gliederung (in Stäbchen resp. Coccen) zeigen, also scheinbar einzellig sind (Fig. 1, g—o.) (Fig. 2, 1). Doch wird in solchen Fällen die Structur nur undeutlich in Folge der Zartheit, sowie des geringen Lichtbrechungsvermögens und der gallertartigen Beschaffenheit der Scheidewände und überdies oft verdeckt durch eine zarte, weiter unten erwähnte Gallerthülle der Zellen. Anwendung von schwachen Säuren, Fuchsinlösung, Jodtinctur, Alkohol etc. macht indessen die Stäbchen- resp. Coccen-Gliederung der Fäden meist leicht sichtbar; ein- bis mehrtägige Cultur in Wasser führt gewöhnlich zu demselben Resultat.

Häufig lassen sich an ein und demselben Faden Coccen, Kurzstäbchen und Langstäbchen nachweisen (Fig. 2, 5); gewöhnlich weisen die Fäden aber nur die eine Entwicklungsform auf. Die Coccen bleiben mehr oder minder lange Zeit paarweis gelagert, sodass man ihren Ursprung aus je einem Kurzstäbchen erkennt (Fig. 2, 4), ebenso deutet die paarweise Lagerung der Kurzstäbchen meistens noch auf den Ursprung aus je einem Langstäbchen hin (Fig. 2, 3).

---

[1]) Der Einfluss der Microorganismen auf die Caries der menschlichen Zähne. (Archiv für experimentelle Pathologie. Bd. XVI. 1882).

[2]) Niedere Pilze. München 1877.

[3]) Zur Morphologie der Spaltpflanzen, Abschnitt II: Zur Morphologie der Spaltalgen.

Aechte Verzweigung scheint bei Spaltpilzen niemals vorzukommen. Dagegen wurde Pseudoverzweigung im Charakter der *Scytonema*-artigen Spaltalgen (*Tolypothrix*, *Scytonema*) für *Cladothrix dichotoma* (Fig. 3) und *Cl. Forsteri* (COHN) constatirt. Sie kömmt, wie bei den genannten Algen, dadurch zu Stande, dass hie und da ein Stäbchen des bis dahin leptothrix-artigen einfachen Fadens sich seitlich etwas ausbiegt (Fig. 3, a b c) und nun neben dem Nachbarstäbchen vorbei durch fortgesetzte Zweitheilung weiter wächst (Fig. 3). — Eine Differenzirung der Zellen der Spaltpilzfäden in vegetative einerseits und steril werdende (Heterocysten) andererseits, wie sie bei den meisten Spaltalgen zu finden ist, kommt unter den bisher bekannten Spaltpilzen nicht vor.

Bei einer grossen Anzahl von Spaltpilzen, vielleicht gar bei allen, spricht sich an den Stäbchenformen sowohl, wie an den Fadenformen, selbst an den verzweigten, die Tendenz zu mehr oder minder starker spiraliger Krümmung aus. So entstehen die »Schraubenzustände« (Fig. 4). Bemerkenswerth ist, dass solche Zustände unter gewissen Verhältnissen sich wiederum zu strecken vermögen. Bisweilen lässt sich diese Streckung künstlich hervorrufen, so durch Eintrocknen, durch Anwendung von Reagentien (wie Picrinschwefelsäure, Fuchsinlösung) durch Cultur in blossem Wasser etc.[1]

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Krümmung gewöhnlicher Fäden zur Schraubenform ganz allmählich vor sich geht. Man kann dies z. B. beobachten, wenn man die fädigen Einschlüsse der sogen. *Zoogloea ramigera* längere Zeit continuirlich im Auge behält.

Die Schraubenformen zeigen, wie die geraden Stäbchen und Fäden, aus denen sie entstanden sind, häufig keine Spur von Gliederung (Fig. 4, B C). Daher nahm man bis in die neueste Zeit an, dass die Schraubenformen einzellig seien. Allein an längeren Schrauben lässt sich mit den oben angegebenen Mitteln die Gliederung in Stäbchen oder Coccen bestimmt nachweisen (Fig. 4, C E F). Nur die kurzen, durch Krümmung einzelliger Stäbchen entstehenden Schrauben sind natürlich einzellig.

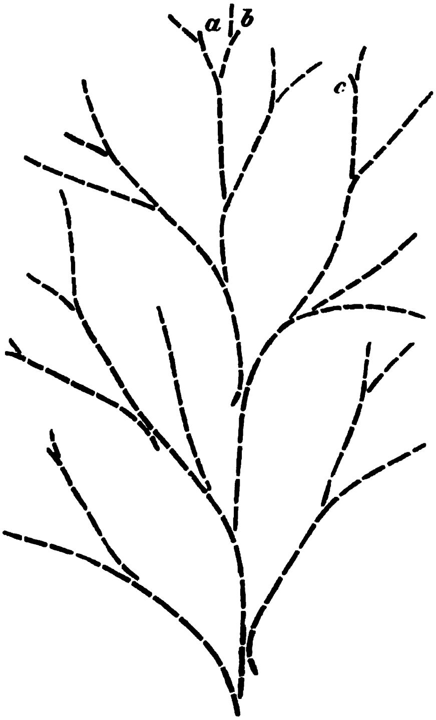


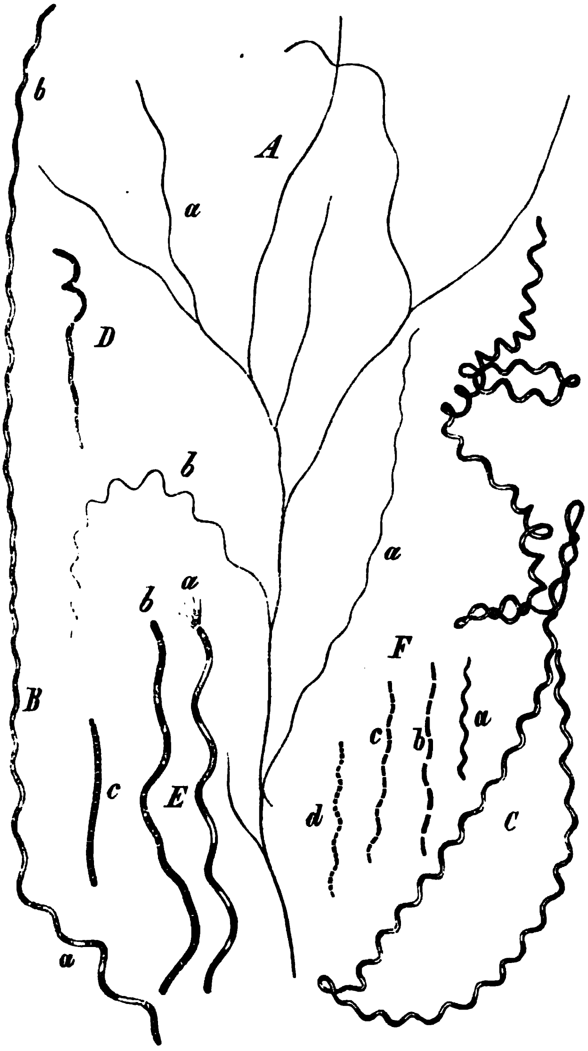
Fig. 3. (B. 290.)

500 : 1. Mehrfach verzweigte Cladothrix-Pflanze in Stäbchen gegliedert. Bei a, b und c entstehen durch seitliche Ausbiegung eines Stäbchens neue Seitenzweige.

---

[1] Auch NÄGELI (Untersuchungen über niedere Pilze) hat gesehen, dass sich Schrauben zu mehr oder minder geraden Fäden streckten.

Die Krümmung zur Schraubenform erscheint an den Fäden bald als eine totale, bald als eine partielle. Im ersteren Fall kann die Intensität der Krümmung an verschiedenen Stellen desselben Fadens verschieden sein. So trägt sie unter Umständen an dem einen Fadenende Spirillumartigen, am anderen Vibrionenartigen; oder an dem einen Ende Spirochaeteartigen, am anderen Spirillumartigen Charakter u. s. w. Dazwischen können alle Uebergänge in der Krümmung vorhanden sein.



(B. 291.) Fig. 4.

Cladothrix dichotoma. A Verzweigte Pflanze, Zweige z. Th. vibrionenartig (a), z. Th. spirillenartig (b), schwach vergrössert. B Eine Schraube, deren eines Ende (a) spirillenartig, deren anderes (b) vibrionenartig erscheint. C Sehr langer, spirochaetenartiger Zweig. D Zweigstück, an einem Ende spirillen-, am andern vibrionenartig. E Schrauben mit Gliederung in Stäbchen (b) und Coccen (c); a ungegliedert. F Spirochaetenform, bei a ungegliedert, bei b in Langstäbchen, bei c in Kurzstäbchen, bei d in Coccen gegliedert.

An den Fäden der höchstentwickelten Spaltpilze *(Crenothrix, Beggiatoa, Cladothrix)* lässt sich, wie ich in der obengenannten Abhandlung nachwies, bereits ein deutlicher Gegensatz von Basis und Spitze nachweisen, am leichtesten an festsitzenden älteren Fäden. Er prägt sich bei den beiden erstgenannten Gattungen vorzugsweise in acropetaler Erweiterung der Fäden, bei letzterer in acropetaler Zweigbildung aus.

Bei jedem Spaltpilz treten Variationen bezüglich des Querdurchmessers und der Länge seiner Fäden auf. Sie bewegen sich aber nicht bei allen Schizomyceten in gleichen Grenzen. Am auffälligsten fand ich die Schwankungen in der Fadendicke bei *Crenothrix*, und Beggiatoen, wo sie zwischen 1 und 10—15 mikr. liegen können. Man hat solche Dimensionsunterschiede früher nicht gehörig beachtet und so geschah es z. B., dass man verschieden dicke und lange Fäden von *Beggiatoa alba* als besondere Arten unterschied.

Manche Spaltpilze, wie *Crenothrix* und *Beggiatoen*, lassen die Dicken- und Längen-Schwankungen in jeder Cultur erkennen, während bei anderen Spaltpilzen diese Momente erst dann deutlich hervortreten, wenn man die Pflanzen unter verschiedene Ernährungsbedingungen versetzt (so z. B. beim Heupilz).

Ausser den gewöhnlichen vegetativen Entwicklungszuständen von regelmässiger Form treten in den Spaltpilzculturen, bald spärlich, bald in grösster Massenhaftigkeit, abnorme, krankhafte Zustände von Coccen-, Stäbchen-, Leptothrix- und Schraubenformen auf. (Fig. 5.) Sie unterscheiden sich von normalen Entwicklungsstadien entweder nur durch auffällige Dimensionen oder durch eigenthümliche Gestaltveränderungen, die unter der Form von bauchigen, nicht selten eckig werdenden Anschwellungen erscheinen, oder durch beide Momente zugleich. Ueberdies besitzen sie einen mattglänzenden, oft etwas dunkeln plasmatischen Inhalt. Die Fähigkeit sich zu theilen oder Sporen zu bilden scheint ihnen vollständig abzugehen. Sie bezeichnen offenbar einen durch schlechte Ernährung bedingten Rückschritt resp. Stillstand in der Entwicklung und werden daher von Nägeli Involutionsformen genannt.

In ausserordentlich grossen Mengen findet man diese Zustände, wie schon Hansen beobachtete, beim Essigpilz *(Bacterium aceti* und *B. Pastorianum)*, wo sie fast auf jeder mit Bier angestellten Cultur auftreten, wenn deren Nährmaterialien sich zu erschöpfen beginnen. Die Stäbchen schwellen hier bald regelmässig, bald unregelmässig auf, so dass sie flaschenförmig, spindelig, bisquitförmig, knorrig etc. erscheinen; die Coccen schwellen gleichfalls stark auf (Fig. 5, 4). Auch bei anderen Spaltpilzen hat man sie beobachtet. So wies sie Cienkowski nach für *Cladothrix dichotoma*, der Verfasser für *Crenothrix polyspora* (Fig. 5, 1), Warming für eine Vibrioform *(Vibrio serpens* und *V. rugula)* (Fig. 5, 2. 3), Neelsen für *Bacterium cyanogenum* (Fuchs), Prazmowski für *Clostridium Polymyxa* (Fig. 5, 5), Buchner für den Heupilz *(Bacterium subtile* und den Milzbrandpilz.[1]) Aller Wahrscheinlichkeit nach ist jeder Spaltpilz für Bildung solcher gestaltlich auffallenden Involutionsformen befähigt.

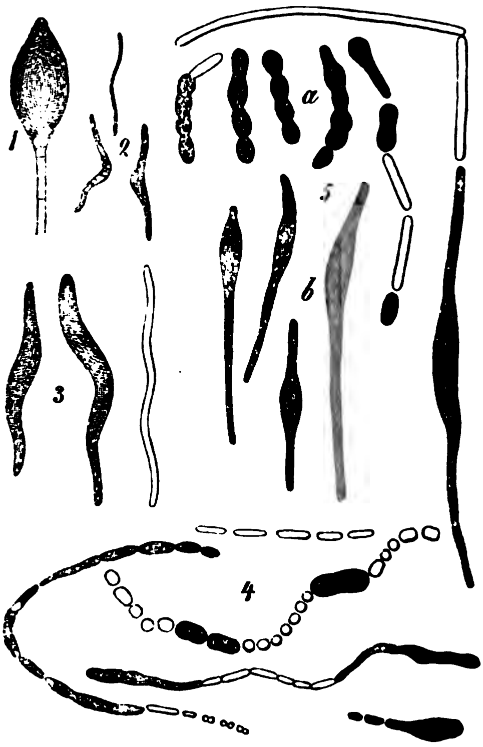


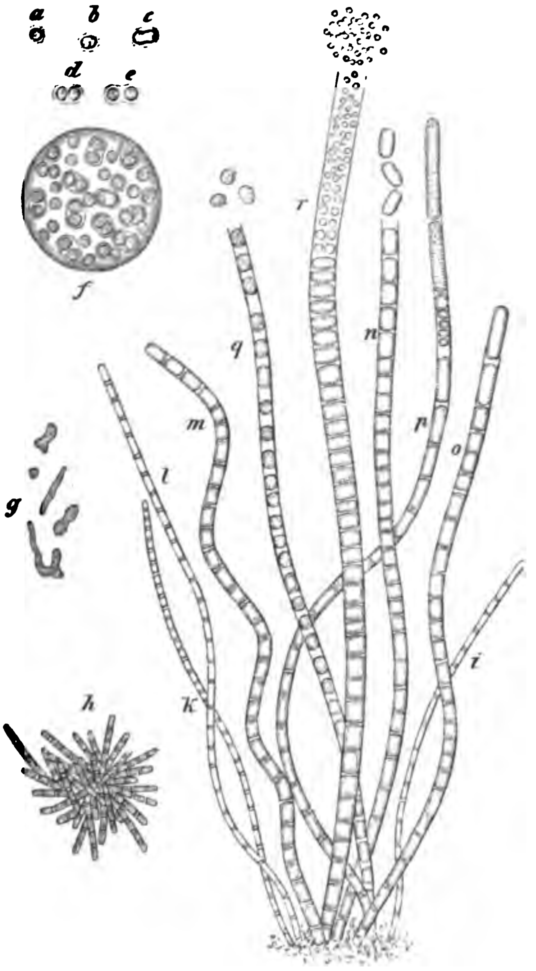
Fig. 5. (B. 292.)

Abnorme Entwicklungszustände (Involutionsformen) (die nicht schraffirten sind normale Formen. 1. 540:1, Fadenstück von *Crenothrix*, mit grosser hypertrophirter Endzelle. 2. 660 : 1, *Vibrio serpens* (nach Warming). 3. 660:1 *Vibrio Rugula* (nach Warming). 4. ca. 1000:1 *Bacterium aceti* mit deformirten Stäbchen und Coccen (theils nach der Natur, theils nach Hansen). 5. 1020:1 *Clostridium Polymyxa* (nach Prazmowski) a Coccen-, b Stäbchen-Deformationen.

---

[1] Für die letzteren beiden Pilze werden die in Rede stehenden Formen am sichersten erlangt in Nährlösungen, deren Zuckergehalt im Verhältniss zu den N-haltigen Nährstoffen zu gross ist (Buchner).

B. Theilung und Fragmentbildung.[1]



(B. 293.) Fig. 6.

Crenothrix Kühniana (Rabenh.); a—e 600:1. Coccen in verschiedenen Stadien der Theilung; f 600:1 kleine rundliche (leider zu scharf contourirte) Coccen-Zoogloea; g nat. Gr., Zoogloeen von verschiedener Form; h 600:1 Colonie von kurzen, aus stäbchenförmigen Zellen bestehenden Fäden, durch Auskeimung eines Coccenhäufchens entstanden; i—r Fadenformen, z. Th. gerade, z. Th. spiralig gekrümmt (l m) von sehr wechselnder Dicke, mehr oder minder ausgesprochenem Gegensatz von Basis und Spitze, verschiedenen Theilungsstadien ihrer Glieder und Scheidenbildung. Der bescheidete Faden r zeigt am Grunde Kurzstäbchen, die weiter nach oben in niedrige Cylinderstücke getheilt sind. An der Spitze sieht man die durch Längstheilungen der Cylinderscheiben entstandenen Coccen.

Die vegetative Vermehrung der Spaltpilzzellen erfolgt durch Zweitheilung. Vor Eintritt dieses Processes streckt sich die Coccen- oder Stäbchenförmige Zelle etwas und inserirt eine Querwand, die sich in 2 Lamellen spaltet. Letztere runden sich früher oder später gegen einander mehr oder minder ab, und auf diesem Wege kommt eine Trennung der beiden Tochterzellen zu Stande. Daher der Name Spaltpilze Schizomyceten). In Zweitheilung begriffene Coccen an ihrer Semmelform leicht kenntlich, pflegt man häufig als Diplococcen zu bezeichnen.

Theilen sich die Coccen resp. Stäbchen fortgesetzt in demselben Sinne, und bleiben sie dabei vereinigt, so kommen Zellfäden (Leptothrix) zu Stande. Durch fortgesetzte Coccentheilung entstandene Fadenverbände findet man ihres rosenkranzförmigen Aussehens halber in den Spaltpilzschriften noch mit den überflüssigen Namen: *Torula, Streptococcus, Streptobacteria, Mycothrix* bezeichnet. Sie ähneln, namentlich wenn sie stark gekrümmt und mit Gallerthüllen versehen erscheinen, in hohem Grade den unter der Bezeichnung »*Nostoc*« bekannten Spaltalgenformen.

Bei manchen Spaltpilzen finden die Theilungen in den Zellen, wenigstens in manchen Zuständen, nach 2 oder selbst nach 3 Richtungen des Raumes statt. Im ersteren Falle entstehen flächenförmige, im letzteren körperliche Colonieen. So bilden die Coccen des an der Oberfläche von Schlamminfusionen auftretenden *Bacterium Merismopedioïdes* Merismopediumartige Täfelchen, die im Magen lebenden, als *Sarcina ventriculi* bekannten Coccen zierliche Packete von Würfelform.[1] In den bereits zu Fäden gereihten Zellen finden Theilungen nach 2 und 3 Richtungen im Allgemeinen selten, d. h. nur bei den höchstentwickelsten Formen *Beggiatoa, Crenothrix* und *Cladothrix* statt, weil grade diese Spaltpilze durch relativ dicke Fäden ausgezeichnet sind. Am schönsten und klarsten sind die Verhältnisse bei *Crenothrix* (Fig. 9.). Dort treten in den stäbchenförmigen Zellen der älteren Fäden zunächst weitgehende Quertheilungen auf, durch welche die gestreckt-cylindrischen Glieder in immer kürzere, zuletzt ganz niedrig-cylindrische Scheiben zerlegt werden. (Fig. 6, p n o m r). In diesen Scheiben wird nun je eine mediane Längswand inserirt, welche den Discus in 2 Halbdiscen zerlegt, die sich ihrerseits durch eine auf der vorigen senkrecht stehende Wand theilen (Fig. 6, r). So wird jeder Discus in 4 Coccen zerlegt.

---

[1] Vergl. Zopf, Zur Morphologie der Spaltpflanzen, besonders den Abschnitt über *Cladothrix* und *Beggiatoa alba*.

Alle Coccen, welche durch Theilung cylindrischer Zellen nach 1, 2 oder 3 Richtungen entstanden sind, zeigen anfänglich naturgemäss eckige Formen. Später erfahren sie eine starke Abrundung, die zur Kugel- oder Ellipsoïdform führt und trennen sich schliesslich.

Charakteristisch erscheint die Tendenz der Spaltpilzfäden, mögen sie nun dem schraubigen oder dem gewöhnlichen Typus angehören, sich zu fragmentiren, d. h. in mehrzellige bis einzellige Stücke zu zerknicken. So können riesige Mutterschrauben mit 50 und mehr Umgängen in ganz kurze, nur 1, ½ oder selbst nur ¼ Umgang haltende Tochterschrauben zerfallen ein Vorgang, den man, oft innerhalb kürzester Frist, direkt beobachten kann. Die abgeknickten Stab- oder Schraubenstücke bleiben entweder ruhend oder sie gehen unmittelbar nach der Ablösung in den Schwärmzustand über.

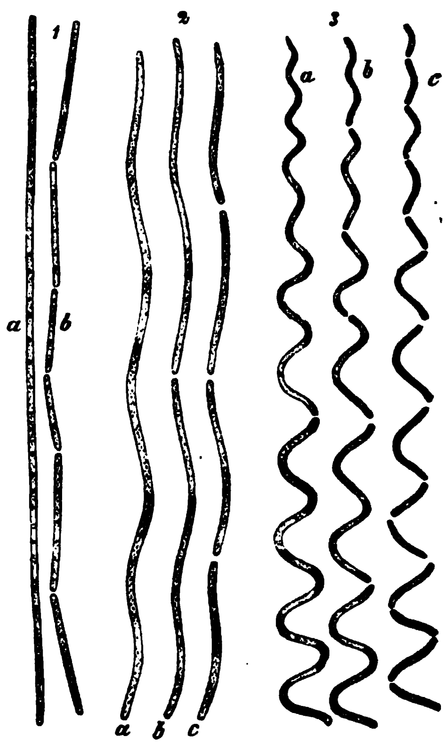


Fig. 7. (B. 294.)

1. Beggiatoenfaden, a vor, b während der Fragmentirung. 2. Vibrioartige Schraube, a vor, b c während der Fragmentirung. 3. Eine an dem einen Ende Spirillum- am anderen mehr Vibrioartige Schraube in verschiedenen Stadien der Fragmentirung.

Auch innerhalb der Scheide bescheideter Spaltalgen vollzieht sich diese Fragmentirung, und die Fragmente treten früher oder später aus der Scheide aus. (Die entsprechenden Zustände der Spaltalgen pflegt man Hormogonien zu nennen). Die Fragmentirung erfolgt gewöhnlich in der Weise, dass der gerade oder schraubige Faden genau in der Mitte (infolge Abrundung der sich hier berührenden Zellen) abgeknickt (Fig. 7, 2 b, 3 a), die beiden Theilstücke wiederum genau in der Mitte einknicken u. s. f. Selten ist die Einknickung unregelmässiger auftretend. Der eigentliche Grund für die Fragmentirung freier Fäden dürfte wohl darin zu suchen sein, dass die Fäden flexil sind, und ihre Enden Bewegungen in verschiedenem Sinne machen, während die Mitte passiv bleibt. An längeren, festsitzenden Fäden knickt daher das Endstück gewöhnlich erst in der Mitte ab.

---

[1] Man vergleiche die für *Bacterium Merismopedioïdes* und für *Sarcina ventriculi* im speciellen Theile gegebenen Figuren.

Die Fragmentirung darf als eine Art von Vermehrung angesehen werden; die frei gewordenen Stücke wachsen unter Umständen wiederum zu längeren Fäden heran.

C. Bestandtheile der Spaltpilzzelle.

1. Membran.

Die Spaltpilzzellen treten nie in Form von hautlosen Primordialzellen auf, auch nicht im Schwärmerzustande. Sie sind vielmehr stets mit Membran umkleidet.

a) Chemische und physikalische Beschaffenheit.

Die Membran der Spaltpilze besteht nicht, wie man vielleicht erwarten sollte, durchweg aus einem Kohlehydrat (Cellulose), sondern, wie NENCKI und SCHAFFER zeigten, bei gewissen Arten, nämlich den Fäulniss-Spaltpilzen, aus einer eigenthümlichen Eiweisssubstanz, welche auch den Plasmaleib der Schizomyceten constituirt und den Namen Mycoproteïn führt. Dagegen wurde von NÄGELI, LÖW und BUNGE für nicht fäulnisserregende Spaltpilze (z. B. den Essigpilz, *Mycoderma aceti* und Froschleichpilz *Leuconostoc mesenterioïdes)* nachgewiesen, dass hier die Membran aus Cellulose besteht.[1])

In gewissen Entwicklungsstadien kann die Membran Flexilität erlangen, in anderen erscheint sie starr. Ein ausgezeichnetes Beispiel hierfür bieten die Spirillen- und Spirochaeten-artigen Formen, namentlich die Spirochaeten des Sumpfwassers. Worauf jene Eigenschaften beruhen, ist noch nicht festgestellt.

b) Wachsthum.

Die Membran kann sich bei manchen Spaltpilzen verdicken und in Lamellen von verschiedener Dichtigkeit (verschiedenem Wassergehalt) differenziren. Bei fortgesetzter, zur Fadenbildung führender Theilung der Zellen betheiligt sich nur die innere Lamelle, die äussere wächst aber durch tangentiale Einlagerung neuer Micellen noch kürzere oder längere Zeit mit, bis sie schliesslich der Streckung der umschlossenen Zellen nicht mehr folgen kann, am Ende durchbrochen wird und nunmehr die gerade oder spiralig gekrümmte Zellreihe als lose Scheide umgiebt (Fig. 6, n o p q r). Infolge fortgesetzter Streckung und Theilung werden dann die oberen Zellen mechanisch aus der Scheide herausgeschoben (Fig. 6, n o p q), oder sie verlassen dieselbe sämmtlich in Folge einer gewissen Eigenbewegung, und so wird unter Umständen eine vollständige Entleerung der Scheide bewerkstelligt. Am ausgezeichnetsten lässt sich die Scheidenbildung bei den höchstentwickelten Spaltpilzen (*Cladothrix* und *Crenothrix*, Fig. 6, r) beobachten, wo sie eben so ausgeprägt erscheint, wie bei gewissen Phycochromaceen (Oscillarieen, Scytonemeen).

---

[1]) NENCKI, Beiträge zur Biologie der Spaltpilze. (Journ. für pract. Chemie. Neue Folge Bd. XIX und XX: Ueber die chemische Zusammensetzung der Fäulnissbacterien.) Nach SCHÜTZENBERGER und DESTREM (Compt. rend. 88, pag. 384) ist auch die Membran der Hefezellen eiweisshaltig.

Die Verdickungsweise der Membran der Spaltpilzzellen ist immer eine allseitige, niemals eine ausgesprochen localisirte. Eine Cuticularisirung kommt an der Membran vegetativer Zustände nicht vor, wahrscheinlich auch nicht bei den Sporen. Die Spaltpilzmembranen zeigen im Allgemeinen starke Neigung zur Vergallertung, und zwar in allen Entwicklungsstadien. Hierauf beruht zu einem wesentlichen Theile die wichtige, später zu besprechende Zoogloeabildung.

c) Färbung.

Nach Nägeli hat die gelbe, rothe, grüne, blaue etc. Färbung gewisser Spaltpilzzellen ihren Sitz in den Zellmembranen.[1] Bekanntlich zeigen die Zellhäute vieler Spaltalgen eine ähnliche Erscheinung *(Sirosiphon*, *Gloeothece*, *Gloeocapsa* etc.). Die olivengrüne oder rostrothe bis schwarzbraune Färbung der Scheiden von *Crenothrix* und *Cladothrix* beruht auf der Einlagerung von Eisenoxydhydrat. Es ist dies meiner Auffassung nach ein rein mechanischer Process und nicht, wie Cohn annimmt, durch die Lebensthätigkeit der Zellen bedingt; wie schon aus dem Umstande hervorgeht, dass bereits gänzlich entleertè Scheiden die Eisenfärbung nachträglich annehmen.

2. Inhalt.

a) Wesentliche Inhaltsbestandtheile.

Der Inhalt der Spaltpilzzellen ist homogenes Plasma, das bei den meisten Repräsentanten der Gruppe das Licht nur wenig stärker bricht, als Wasser, bei einigen aber (den Beggiatoen) ein grösseres Lichtbrechungsvermögen besitzt. Es besteht zum wesentlichen Theile aus dem vorhin genannten Mycoprotein. Mit Jod färbt es sich gelb. Dem Plasma sind meistens feinere oder gröbere Körnchen eingebettet, die wahrscheinlich aus Fett bestehen und von Ehrenberg, der die Spaltpilze bekanntlich zu den Thieren stellt, für Eier und Magenbläschen gehalten wurden. Vacuolenbildung ist in den Spaltpilzzellen selten und tritt, wie es scheint; nur bei den grösseren Formen (z. B. Monasformen, *Monas Okenii)* auf. Nach Kernen hat man in den Spaltpilzzellen bisher vergebens gesucht.

b) Accessorische Inhaltsbestandtheile.

1. Schwefel.

Im Inhalt der Zellen aller *Beggiatoen*-artigen Spaltpilze finden sich bekanntlich sehr stark lichtbrechende, daher glänzende und mit breitem schwarzen Contour versehene, rundliche Körner, die je nach der Grösse der Zellen zu 1 bis mehreren vorhanden sind und je nach dem Alter derselben geringere oder beträchtlichere Dimensionen aufweisen (Fig. 1, b f l und Fig. 3, 3. 8. 9. 10). Wie Cramer zeigte und Cohn bestätigte, bestehen diese so charakteristischen Einschlüsse aus reinem Schwefel. Sie lösen sich in einem Ueberschuss von absolutem Alkohol, in Kali und schwefligsaurem Natron in der Wärme, in Salpetersäure und chlorsaurem Kali bei gewöhnlicher Temperatur. Behandelt man Beggiatoenformen nach vorherigem Eintrocknen am Deckglas mit Schwefelkohlenstoff, so werden die Körnchen gleichfalls aufgelöst, wobei ein dünnes Häutchen zurückbleibt. Da sich die Einschlüsse gegen polarisirtes Licht doppeltbrechend verhalten, so müssen sie krystallinischer Natur sein.[2]

---

[1] Nägeli, Untersuchungen über niedere Pilze: Ernährung der Spaltpilze, pag. 20.

[2] Sehr junge und dünne Beggiatoenfäden erscheinen meistens ganz schwefelfrei.

2. Stärkeartiger Stoff.

Im Zellinhalt einiger Spaltpilze hat man einen durch Jod sich bläuenden in gelöster Form vorhandenen Stoff aufgefunden, der vermuthlich eine stärkeähnliche Substanz darstellt. Zunächst von TRÉCUL für gewisse Entwicklungsstadien des Buttersäurepilzes *(Clostridium butyricum)* nachgewiesen, wurde er für *Sarcina ventriculi* von SURINGAR, für eine Form des Essigpilzes *(Bacterium Pastorianum* HANSEN) von HANSEN, für eine Spirillenform von VAN TIEGHEM angezeigt. Er findet sich übrigens auch bei der im Zahnschleim und cariösen Zähnen vorkommenden *Leptothrix buccalis.* Träte die Blaufärbung nur immer dann auf, wenn die Pilze in stärkeführenden Substraten lebten, so könnte man annehmen, dass die Stärke des Substrats in gelöster Form in die Zellen hineindiffundirt wäre, so aber kann die Reaction auch dann erfolgen, wenn das Substrat völlig stärkefrei ist. Die Pilze dürften also die Fähigkeit besitzen, aus gewissen Kohlehydraten sich selbst jenen stärkeartigen Stoff zu bereiten. Doch geschieht dies nicht an allen Individuen derselben Cultur gleichzeitig; ja man findet Fäden, deren eines Ende sich deutlich bläut, während die Zellen des anderen, auch nach wiederholtem Jodzusatz, völlig farblos bleiben (so namentlich bei *Leptothrix buccalis).*

Wie PRAZMOWSKI für den Buttersäurepilz fand, kann das Auftreten des stärkeartigen Körpers in verschiedenen Entwicklungsstadien der Pflanze erfolgen. In schwach gährenden stärkereichen Substraten zeigt sich die Reaction schon sehr frühzeitig, an noch wachsenden uud sich theilenden Stäbchen: in stark gährenden stärkereichen Nährmedien aber in einer verhältnissmässig späten Entwicklungsperiode, erst kurz vor der Sporenbildung. Sie kann aber auch unter den nämlichen Verhältnissen ganz unterbleiben, und dann wird die Gährflüssigkeit selbst durch Jod blau gefärbt. Lässt dann die Gährung nach, so nimmt der Spaltpilz den stärkeartigen Stoff aus der Flüssigkeit wieder auf, und zeigt nun auch wieder die Jodreaction.

3. Farbstoffe.

Einige Spaltpilze enthalten in ihrem Plasma gelöste Pigmente. Hierher gehört z. B. die bald rosenrothe, bald pfirsichrothe, bald intensiv violette *Beggiatoa roseo-persicina,* deren mannichfaltige Entwicklungsformen einen von LANKASTER[1]) entdeckten purpurrothen Farbstoff enthalten, das Bacteriopurpurin. In Wasser, Alkohol, Chloroform, Ammoniak, Essigsäure und Schwefelsäure unlöslich wird er durch heissen Alkohol in eine braune, durch Chloroform in eine orangebraune Substanz umgewandelt. Auch spectroscopisch zeigt er charakteristische Merkmale (eine totale Absorption in Gelb zu beiden Seiten der Linie D; zwei schwächere Absorptionsstreifen in Grün in der Umgebung von b und E, sowie in Blau bei F; ausserdem eine gegen G stetig steigende Verdunkelung der stärker brechbaren Hälfte des Spectrums). Beim Absterben der Beggiatoenzellen färbt sich das Bacteriopurpurin gleichfalls in Braun um.

Obschon man mit COHN und SCHRÖTER annehmen muss, dass auch bei andern Pigment-Spaltpilzen der Inhalt tingirt sei, so ist doch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die Färbungen bei manchen dieser Pilze der Membran angehören und erst neuerdings hat sich NÄGELI, wie bereits erwähnt, in diesem Sinne ausgesprochen.

---

[1]) On a peach coloured Bacterium. Quart. Journ. of micr. sc. Bd. XIII. pag. 408. 1873. E. KLEIN, Note on a pink coloured Spirillum. Quart. Journ. of micr. sc. Bd. XV. 1875.

D. Bewegungsorgane.[1]

Alle Spaltpilzformen, die langfädigen ausgenommen, sind unter gewissen Ernährungsbedingungen mit Cilien oder Geisseln ausgerüstet, welche als Locomotionsorgane fungiren und stets terminale oder polare, nie laterale Stellung einnehmen. Nach der Entdeckung dieser Organe durch Ehrenberg, der sie zunächst bei einer *Bacillus*-artigen Form nachwies, wurden dieselben von Cohn, Dallinger, Drysdale, Warming, Koch, Brefeld, Prazmowski, dem Verfasser u. A. in ihrem allgemeineren Vorkommen, nämlich für *Spirillen-*, *Ophidomonaden-*, *Spirochaeten-*, *Vibrio-*, *Monas-*, sowie für grössere und kleinere Stäbchen- und Coccen-Formen nachgewiesen, theils auf gewöhnlichem Wege, theils unter Zuhilfenahme von Färbungsmethoden und der Mikrophotographie.[2]

Die Geisselzahl beträgt im Minimum 1, im Maximum 4—6. Coccenformen (Fig. 8) besitzen nur 1 Cilie, erhalten aber im Stadium der Zweitheilung (Fig. 8, 2) (Diplococcen) an jedem Pole eine; die Stäbchen- und Schraubenformen in der Regel 1—2. (Fig. 8, 4, 5, 6, 8, 10, 12). Nach Warming und Koch sind gewisse, relativ grosse Spirillen-, Vibrionen- und Bacillen-artige Spaltpilzzustände sonderbarer Weise an dem einen oder beiden Polen mit je einem Geisselpaar ausgerüstet (Fig. 8, 11, 13, 15); ja Warming bildet für eine Spiralform der *Beggiatoa roseo-persicina (Ophidomonas sanguinea)* sogar 3 Geisseln an einem Pole ab! Sind beide Pole begeisselt, so kann also auch die Zahl 6 herauskommen. Obwohl sich die Existenz der Geisseln durch Strudel verräth, hat doch der Nachweis

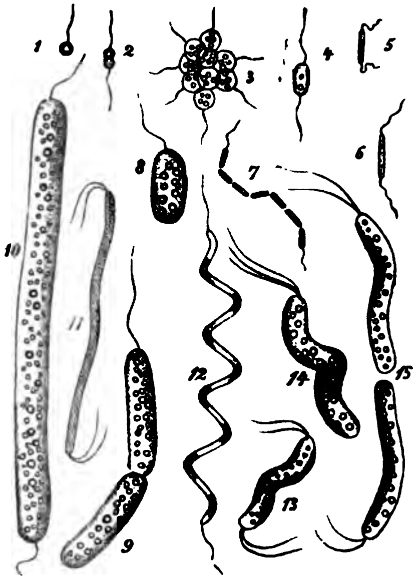


Fig. 8. (B. 295.)

Schwärmerbildung. 1. Micrococcenschwärmer mit 1 Cilie. 2. ein ebensolcher in Theilung, mit 2 Cilien. 3. Colonie schwärmender Macrococcen von *Beggiatoa roseo-persicina.* 4. Kurzstäbchenschwärmer derselben *Beggiatoa.* 5. 6. Bacillenartige Schwärmer nach Koch. 7. Schwärmende Bacillus-Kette vom Heupilz, die Endstäbchen mit je 1 Geissel (nach Brefeld). 8. Kurzstäbchenschwärmer von *Begg. roseo-pers.*, schwefelreich, mit 1 Cilie. 9. Langstäbchenschwärmer derselben Art in Theilung begriffen. 10. Sehr langer Stab, von *Begg. roseo-pers.* (nach Warming) an beiden Polen begeisselt. 11. An jedem Pole mit einem Geisselpaar versehener, vibrioartiger Schwärmer (nach Warming). 12. *Spirillum*-Form, an jedem Pole mit 1 Geissel. 13. dicker spirillumartiger Schwärmer an jedem Pole mit 1 Geisselpaar. 14. Schwefelreicher schraubiger Schwärmer *Ophidomonas*-Form) von *Begg. roseo-pers.* mit 3 Geisseln am Pole (nach Warming). 15. Ebensolcher Schwärmer an beiden Polen mit 1 Geisselpaar, in Theilung begriffen (nach Warming).

---

[1] Literatur: Cohn, Untersuchungen über Bacterien in Beitr. z. Biol. Bd. I. Heft II. — Ehrenberg, Die Infusionsthierchen. 1838, pag. 76. — Dallinger u. Drysdale, On the existence of Flagella in Bacterium Termo. The monthly microscopical journal. 1875, pag. 105. — Warming, Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bacterier. 1876. Resumé. — Brefeld, Schimmelpilze. Heft IV, Bacillus subtilis. — Koch, Verfahren zur Untersuchung, zum Conserviren und Photographiren der Bacterien, in Beitr. z. Biol. Bd. II. Heft 3. — Neelsen, Studien über die blaue Milch, in Beitr. z. Biol. Bd. III. Heft 2. — van Tieghem, Sur les prétendus cils des Bactéries. Bull. de la Soc. bot. de France 1880. — Zopf, Zur Morphologie d. Spaltpflanzen.

[2] Die van Tieghem'sche Annahme, dass Coccen nicht schwärmfähig werden könnten, ist unrichtig.

derselben, wenigstens bei den kleineren Spaltpilzformen, grosse Schwierigkeiten. Letztere liegen einmal in der ausserordentlichen Feinheit dieser Organe, sodann in der Schnelligkeit ihres Spiels und endlich in dem Umstande, dass sie mit der Substratsflüssigkeit gleiches oder selbst geringeres Lichtbrechungsvermögen besitzen. Alle diese Hindernisse lassen sich zwar durch Abtödtung mittelst Eintrocknen oder fixirender Reagentien und durch nachträgliche Färbung überwinden, indessen doch nur in den Fällen, wo während dieser Manipulationen die Cilie nicht eingezogen wird, was bei manchen Formen (gewissen Monasformen, Spirillen- und Vibrionenformen) regelmässig geschieht. Da wo die Fixirung gelingt, ist auch meist die Färbung mit concentrirter wässriger Lösung von Campecheholzextrakt möglich, durch welche die Cilien braun werden. Da die photographische Platte lichtempfindlicher ist, als die Netzhaut unseres Auges, so lassen sich fixirte Cilien auch schon im ungefärbten Zustande auf photographischem Wege nachweisen. Gewöhnlich sind die Schwärmer isolirt oder zu kürzeren oder längeren, bald geraden, bald gebrochenen Reihen vereinigt (Fig. 8, 7). Doch kommen auch *Volvox*-artige Schwärmercolonieen vor (z. B. bei *Beggiatoa roseo-persicina*) (Fig. 8, 3).

Manche Spaltpilze bilden überhaupt keine Schwärmerformen. So diejenige Varietät des Heupilzes, die man als Milzbrandpilz bezeichnet.

Manche Spaltpilze scheinen nur eine einzige Schwärmerform zu erzeugen; z. B. *CrenothrixKühniana;* sie bildet nur Coccenschwärmer. Andere bilden zwei: Coccen- und Stäbchenschwärmer, noch andere nicht bloss diese beiden, sondern auch noch Spiralschwärmer. Dahin gehört z. B. *Beggiatoa alba, B. roseo-persicina* und *Cladothrix dichotoma.*

Was die morphologische Bedeutung der Cilie anlangt, so stellt dieselbe nach meiner Auffassung wahrscheinlich einen contractilen Plasmafaden dar, welcher von dem Plasmakörper der Zelle aus durch eine anzunehmende polare Oeffnung in der Membran hervorgetrieben wird und wiederum in den Plasmakörper eingezogen werden kann.[1]) Es würde demnach die Cilie das morphologische Homologon der Cilie der Flagellaten und Algenschwärmer sein.

Eine wesentlich andere, von VAN TIEGHEM geäusserte Ansicht geht dahin, dass die Cilien gallertige Membran-Verlängerungen sind, die keine contractile, sondern nur passive Bewegung besitzen. Die Schwärmbewegung soll nach ihm einer Contraction des plasmatischen Körpers der Zelle zuzuschreiben sein. V. T. stützt die erstere Ansicht auf die Beobachtung, dass die Cilien von *Clostridium butyricum* mit Kupferoxydammoniak Cellulosereaction zeigten.

Die Geisselbildung und Schwärmfähigkeit treten nur unter gewissen Bedingungen ein, dann nämlich, wenn es für die Zellen nöthig wird, aus tieferen Schichten des Nährmediums an die reichlicher Sauerstoff bietende Oberfläche zu gelangen. Hier angekommen, geben sie den Geisselzustand wieder auf.

Derselbe Spaltpilz, der unter gewissen Nährbedingungen schwärmfähig wird, bildet unter anderen niemals Geisselzustände. So gelangen die Zustände des doch sonst bekanntlich schwärmfähigen Heupilzes nach BUCHNER niemals zur Schwärmerstufe, wenn sie in einer 1 %, mit Mineralsalzen versehenen Asparaginlösung bei 25 ° C kultivirt werden.

---

[1]) Gründe für diese Ansicht findet man in meiner Arbeit über Spaltpflanzen (pag. 7) angegeben.

Ausser der durch Cilien vermittelten Eigenbewegung giebt es bei Spaltpilzen noch eine andere, nicht an besondere Bewegungsorgane gebundene.[1]) Sie gleicht im Wesentlichen der der Oscillarien und anderer Spaltalgen und kann sich bei den verschiedensten Entwicklungsformen: Stäbchen, Coccen-, Spirillen- und Fadenformen finden. Sitzen die Fäden noch fest, so beschreiben sie einen Kegelmantel oder machen pendelartige Bewegungen. Freie Fadenstücke und Stäbchen kriechen auf dem Substrat hin und her oder gleiten auf und an einander hin. Die Schraubenformen schrauben sich an anderen Gegenständen entlang; kommen 2 oder mehrere Schraubenfäden nebeneinander zu liegen, so schrauben sie sich an einander auf und ab oder zu Bündeln zusammen. Gewöhnlich besitzen die mit in Rede stehender Bewegung versehenen Zustände mehr oder minder auffallende Flexilität. Aus den Scheiden der *Crenothrix Kühniana* und der *Cladothrix dichotoma* treten die Coccen und Stäbchen, gleichfalls vermöge ihrer Gleitbewegung, aus, oft zu Reihen verbunden (und dann den Hormogonien der Spaltalgen entsprechend.) Das Auftreten der oscillarienartigen Bewegung ist, wie die Schwärmfähigkeit, an ganz bestimmte Substratsbeschaffenheit gebunden. Der Grad der Intensität dieser Bewegung scheint ebenfalls von den Ernährungsverhältnissen abhängig zu sein.

Längere Stab- oder Schraubenformen im Geissel tragenden Zustand nehmen in Momenten der Ruhe die Gleitbewegung an, um dann wieder zu schwärmen

Kleinere in Flüssigkeiten suspendirte Spaltpilzzellen zeigen unter dem Mikroscop eine durch Molekularkräfte verursachte Tanzbewegung[2]) (Brown'sche Molekularbewegung), die der Anfänger nicht mit der Schwärmbewegung verwechseln darf.

II. Sporenbildung.[3])

Die neuere Spaltpilzforschung hat zu dem zuerst von Cohn festgestellten wichtigen Resultate geführt, dass die Spaltpilze ausser der rein vegetativen Vermehrung durch Theilung noch eine Fortpflanzung durch besondere Organe (Dauerzellen, Sporen, Dauersporen) besitzen, welche den Dauersporen der übrigen niederen Thallophyten, der Algen und Pilze, morphologisch und physiologisch im Wesentlichen aequivalent sind. Dieser Entdeckung darf insofern eine gewisse Bedeutung beigemessen werden, als durch sie die frühere Unsicherheit in der Stellung der in Rede stehenden Organismen aufgehoben, insbesondere die Streitfrage erledigt wurde, ob die Spaltpilznatur mehr dem thierischen oder mehr dem pflanzlichen Charakter entspreche.

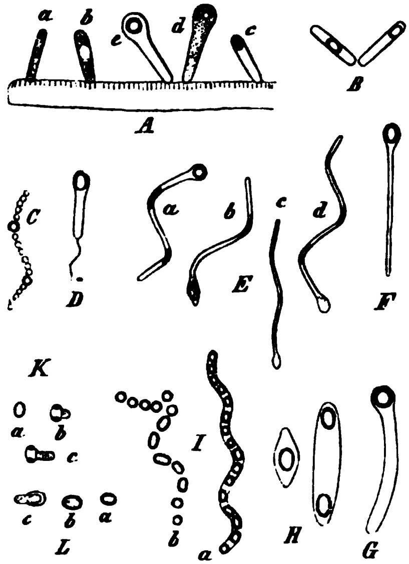
Das Wesen der Sporenbildung, soweit diese bis jetzt näher untersucht wurde, besteht darin, dass zunächst eine Contraction des Inhaltes der Spaltpilzzelle auf einen möglichst kleinen Raum erfolgt, sodann die Masse sich verdichtet und abrundet, und endlich eine derbe, warscheinlich zweischichtige, stets glatt und farblos bleibende Membran abgeschieden wird. Die Sporenbildung trägt hiernach endogenen Charakter, ist also wesentlich verschieden von der der so nahe verwandten Spaltalgen, wo nach den bisherigen Untersuchungen stets nicht bloss der Inhalt, sondern auch die Membran der Mutterzelle bei der Sporenbildung betheiligt ist. Berücksichtigt man indessen die bereits erwähnte ausserordentliche Aehnlichkeit der Spaltpilze und Spaltalgen in vegetativer Beziehung, so liegt die Vermuthung nahe, dass man auch Spaltpilze mit spaltalgenartiger Dauersporenbildung antreffen wird, zumal die Zahl der bisher auf den Sporenbildungs-Prozess hin untersuchten Spaltpilze nur eine höchst geringe ist.[1])

---

[1]) Literatur: Cohn, Beiträge zur Physiologie der Phycochromaceen und Florideen (Max Schultze's Archiv III). Nägeli, Beitr. z. wissenschaftlichen Botanik. Heft II. (1860) pag. 88. Ortsbewegung frei schwimmender Zellen und Pflanzen. — Koch, Die Aetiologie der Milzbrand-Krankheit, in Beitr. z. Biol. Bd. II. Heft II. — Brefeld, Ueber *Bacillus subtilis*, Schimmelpilze, Heft IV. — Prazmowski, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bacterien-Arten. — Van Tieghem, Leuconostoc mesenterioïdes, in Ann. des sc. Ser. 6. tom. 7. — Buchner, in Nägeli's Untersuchungen über niedere Pilze, pag. 220. 271. — Neelsen, Studien über die blaue Milch in Beitr. z. Biol. Bd. III. Heft 2.

[2]) Nägeli, Untersuchungen über niedere Pilze: Ueber die Bewegungen kleinster Körperchen.

[3]) Cohn, Untersuchungen über Bacterien in Beitr. z. Biol. Bd. II. Heft II.



(B. 296.) Fig. 9.

Sporenbildung. A Stäbchen eines auf Diatomeen lebenden *Clostridium*-artigen Spaltpilzes, in verschiedenen Zuständen der Sporenbildung (Entwicklung nach den Buchstaben). B Sporenbildende Stäbchen des Heupilzes. C Coccenkette von *Leuconostoc mesenterioïdes* mit 2 Dauersporen (nach V. Tieghem). D Sporentragendes Stäbchen, noch mit Geissel versehen. E Sporenbildung in *Vibrio-* (c) und *Spirillum*-artigen (a b d) Formen eines Spaltpilzes. F Langer sporentragender Stab (sogen. Köpfchenbacterie). G *Vibrio*-Form mit Spore (nach Prazmowski). H *Clostridium*-förmige Stäbchen, das eine mit 2 Sporen (nach Prazmowski). I *Spirillum* mit vielen Dauersporen, b bereits in Zerfall begriffen. K Keimung der Spore des Heupilzes; Entwicklung nach den Buchstaben. Das Keimstäbchen senkrecht zur Sporenachse. L Keimung der Spore von *Clostridium butyricum* (Entwicklung nach den Buchstaben). Keimstäbchen in Richtung der Sporenachse.

Auf die Frage, ob die Dauersporenbildung bei allen Spaltpilzen an ein und dieselbe Entwicklungsform (etwa die Stäbchenform) gebunden sei, hat man mit nein zu antworten; denn bei dem einen Schizomyceten sind es Coccen *(Leuconostoc mesenterioïdes* (Fig. 9, C) bei anderen (z. B. *Bacterium subtile)* Stäbchen (B), bei noch anderen *(Vibrio Rugula)* Vibrionen (Fig. 9, E c, G) oder selbst Spirillenformen (Fig. 9, E a b d; I a). Doch erscheint die Sporenbildung vorherrschend an die Stäbchenform gebunden.

Die Frage, ob bei demselben Spaltpilz mehrere Entwicklungsformen die Fähigkeit zur Sporenbildung erlangen, darf bejaht werden. So bildet das auf gekochten Mohrrüben häufige ***Bacterium tumescens*** nach den Untersuchungen des Verfassers seine Dauersporen sowohl in Stäbchen, als auch in Coccen.

Bei manchen Spaltpilzen werden die für die Sporenbildung bestimmten Zellen gestaltlich so weit modificirt, dass sie zu den noch in vegetativer Vermehrung begriffenen in einen gewissen Gegensatz treten und so als Sporenmutterzellen leicht kenntlich werden. Ein Beispiel hierfür bietet der Buttersäurepilz *(Clostri-*

---

[1]) Man kennt die Sporenbildung nur bei folgenden Pilzen: *Bacterium subtile* (Heupilz u. Anthraxpilz) *B. cyanogenum, Clostridium butyricum* und *Polymyxa, Leuconostoc mesenterioïdes, Bacterium tumescens*, ferner für die Glycerinaethylbacterie, für *Vibrio Rugula, Bacillus Leprae, Bacterium Tuberculosis* Mir selbst sind noch andere Formen mit Sporenbildung bekannt.

dium butyricum), dessen Zellen schon lange vor Beginn der Sporenbildung sich strecken und, entweder im Aequator oder an einem Pole, relativ bedeutend aufschwellen, um im ersteren Falle spindelige oder citronenförmige (Fig. 9, H), im letzteren kaulquappenartige Gestalt (Fig. 9, A c d) anzunehmen. Bei anderen Spaltpilzen tritt eine locale Ausweitung der Zelle erst mit der die Sporenbildung einleitenden Plasmacontraction ein, bei noch anderen fehlt sie gänzlich. Längere oder kürzere Stäbchenzellen, welche ihre Spore in einer stark ausgeprägten Enderweiterung führen und daher stecknadelförmige Gestalt zeigen, findet man, namentlich in der medicinischen Spaltpilzliteratur, häufig als »Köpfchenbacterien« bezeichnet (Fig. 9, F).

Merkwürdigerweise thut die Anlage und Ausbildung der Spore der Schwärmfähigkeit der betreffenden Zelle in manchen Fällen keinerlei Eintrag.

Gewöhnlich bilden die Spaltpilzzellen nur je eine (Fig. 9, A e B—G) selten 2 (Fig. 9, H) oder gar mehrere Dauersporen. Das Plasma wird bei der Sporenbildung in kleineren Zellen bis auf $\frac{1}{3}$, in grösseren wie z. B. (Fig. 9, G) bis auf $\frac{1}{10}$ (und noch mehr) des ursprünglichen Volumens verdichtet (wobei wahrscheinlich eine Wasserabscheidung eintritt). Hieraus erklärt sich das auffallende Lichtbrechungsvermögen der Dauersporen, das man früher fälschlich auf einen Fettgehalt zurückführen wollte, sowie der charakteristische dunkle Contour (der über die geringe Dicke der eigentlichen Membran täuschen kann), beides wichtige äussere Erkennungszeichen für die Dauersporen. In Freiheit gelangen diese Organe dadurch, dass die Membran der Mutterzelle sich allmählich auflöst. Die Fähigkeit aller Spaltpilzzellen, ihre Membran zu vergallerten, geht auch den Dauersporen nicht ab. Der zarte »Lichthof«, der sie im isolirten Zustande umgiebt, ist nicht eine blos optische Erscheinung, sondern eine durch Quellung der äussersten Membranlamelle entstandene Gallerthülle, also substantieller Natur.

Das Hauptargument für die functionelle Bedeutung der in Rede stehenden Gebilde als »Sporen« liegt in der jetzt wissenschaftlich gesicherten Thatsache begründet, dass diese Gebilde keimen und zwar nach einem der Sporenkeimung anderer Kryptogamen durchaus analogen Modus. Es wurde dieses wichtige Factum zuerst durch Brefeld für den Heupilz *(Bacterium subtile)* klar gelegt und später von Prazmowski für den Buttersäurepilz *(Clostridium butyricum)* und von Buchner für den Milzbrandpilz bestätigt. Die Keimung wird eingeleitet dadurch, dass der Lichtglanz der Spore schwindet, und eine Aufschwellung derselben stattfindet, auf welche ein Zerreissen der Membran, entweder (wie bei dem letzteren Pilze und dem Milzbrandpilze) am Pole (Fig. 9, L), oder (wie bei ersterem) an einer im Aequator gelegenen Stelle erfolgt (Fig. 9 K). Durch die so gebildete Oeffnung tritt der Inhalt zunächst in Form einer kurzen Ausstülpung hervor, um bald darauf sich zum Stäbchen zu formen, das später der Sporenhaut gänzlich entschlüpft. Bei der Keimung einer von van Tieghem gefundenen Spirillenform *(Sp. amyliferum)* entsteht ein zunächst gerades Stäbchen, das aber später, indem es sich allmählich mehr und mehr krümmt und wächst, Spirillenform annimmt. Nach desselben Beobachters Angaben ist das Produkt der Sporenkeimung des Froschleichpilzes nicht ein Stäbchen, sondern eine Coccenzelle.

Die Keimfähigkeit ist unmittelbar nach der Reife der Sporen vorhanden.

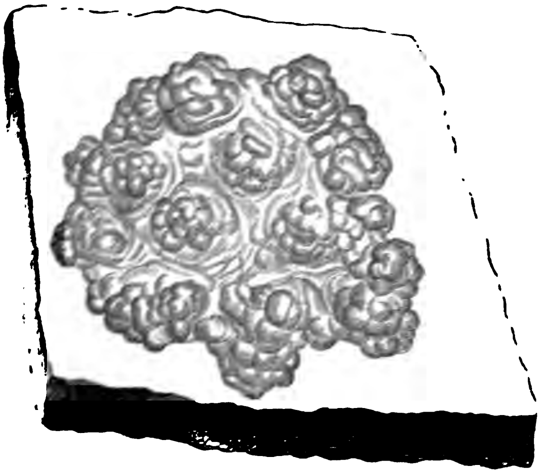
Was die physiologische Ursache für den Eintritt des Sporenbildungs-Processes anlangt, so dürfte dieselbe in dem schliesslich eintretenden Mangel an Ernährungsmaterial zu suchen sein.

Die Sporen der Spaltpilze besitzen ein sehr geringes Volumen. So beträgt beispielsweise für den Heupilz ihre Länge etwa 0,0012, ihre Breite etwa 0,0006 Millim. Ihre Form ist entweder kugelig oder ellipsoïdisch.

III. Zoogloeenbildung.

A. Vorkommen und äussere Erscheinung.[1])

Wenn man Scheiben gekochter fleischiger Wurzeln (Zuckerrüben, Kohlrüben, Mohrrüben, gekochter Kartoffeln, Eier u. s. w. im feuchten Raume hält, so wird man nach einiger Zeit an den der Luft zugekehrten Flächen dieser Substrate farblose oder gefärbte Massen von Spaltpilzen auftreten sehen, welche Klümpchen, Häute oder Polster darstellen und gelatinöse Consistenz zeigen. Bereitet man sich ferner Infusionen mit gekochten Samen (Erbsen, Bohnen) fleischigen Wurzeln, Fleisch, Käse, stinkendem Schlamm, Excrementen u. s. w. oder lässt man Bier einige Zeit bei etwa 33° stehen, so werden sich an der Oberfläche der Flüssigkeiten gleichfalls sehr bald Spaltpilzmassen bemerkbar machen, die dünne irisirende Häutchen oder lappenartige Formen oder allmählich dicker werdende Decken repräsentiren und ebenfalls gelatinöser Natur sind.



(B. 291.) Fig. 10.

Grosse Zooglœa von *Clostridium Polymyxa* auf einer Kohlrübenscheibe, eine dicke gelappte und gekräuselte Gallertmasse darstellend. (Nat. Grösse.)

Alle solche von Spaltpilzen hervorgerufenen Gallertbildungen, mögen sie nun Klümpchen, Polster oder lappige Formen, Häute etc. darstellen, pflegt man als »Zoogloeen-Zustände« zu bezeichnen.[2])

---

[1]) Literatur: W. ZOPF, Zur Morphologie der Spaltpflanzen; wo die Zoogloeenbildung von Cladothrix dichotoma, von Beggiatoa alba und insbesondere auch von B. roseo-persicina charakterisirt wird. Derselbe, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchung über Crenothrix polyspora, die Ursache der Berliner Wassercalamität, wo man auf pag. 6 ff. die Entwicklungsgeschichte der Zoogloeaform dieses Spaltpilzes findet. Von älteren Arbeiten vergleiche: COHN, Untersuchungen über Bacterien, in Beitr. z. Biol. Bd. I, Heft II, pag. 141 und Nova Acta Ac. Car. Leop. XXIV. I, pag. 123. — Derselbe, Untersuchungen über Bacterien, II. Beitr. z. Biol. Bd. I, Heft III. (Ueber Ascococcus und Clathrocystis roseo-persicina). — RAY LANKASTER, On a peach-coloured Bacterium, Quart. Journ. of Microscop. Sc. vol. XIII, Ser. II, pag. 408. — WARMING, Observations sur quelques Bactéries, qui se rencontrent sur les côtes du Danemark. — PRAZMOWSKI, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bacterien-Arten, pag. 44. — KOCH, Untersuchungen über Bacterien, in Beitr. z. Biol. Bd. II, Heft III. pag. 414. — CIENKOWSKI, Zur Morphologie der Bacterien. — Derselbe, Ueber die Gallertbildungen des Zuckerrübensaftes, Charkow 1878. — VAN TIEGHEM, Leuconostoc mesenterioïdes. Ann. des sc. Ser. 6. tome 7.

[2]) Minder gebräuchlich ist der von CIENKOWSKI eingeführte Ausdruck »Palmellen-Zustand«.

Für besonders massige Ausbildung der Zoogloea-Form führe ich als Beispiel ein *Clostridium* an, dessen Cultur auf Kohlrüben grosse, oft mehrere Centim. im Durchmesser haltende, dicke gekräuselte und gelappte Gallertmassen liefert. In Fig. 10 ist eine solche Zoogloea dargestellt.

In Bezug auf Massigkeit der Zoogloeen unübertroffen steht wohl der im Rübensaft der Zuckerfabriken nicht selten auftretende Nostoc-artige Spaltpilz (*Leuconostoc mesenterioïdes*) da, der mehr als fussgrosse Froschlaich-artig configurirte Gallerthaufen zu bilden vermag, die in der Zuckertechnik geradezu als »Froschlaich« bezeichnet werden.

B. Entstehung der Zoogloeen.

Die Genesis der Zoogloeenstöcke beruht in allen Fällen auf zwei wichtigen **Momenten**, von denen das eine in der Anhäufung von ruhenden Spaltpilzzellen liegt, das andere in der Tendenz derselben, ihre Membranen relativ stark zu vergallerten.

Was zunächst die Anhäufung betrifft, so kann dieselbe auf zwiefachem Wege erreicht werden. Einmal dadurch, dass eine einzige Zelle durch fortgesetzte Zweitheilung Generationen neuer Zellen erzeugt, welche nach dem Fadentypus, dem Flächentypus oder dem körperlichen Typus geordnet bleiben; anderseits aber in dem Wege, dass eine beliebige Zusammenlagerung von mehreren bis zahllosen Zellen stattfindet, die von ganz verschiedenen Mutterzellen abstammen können.

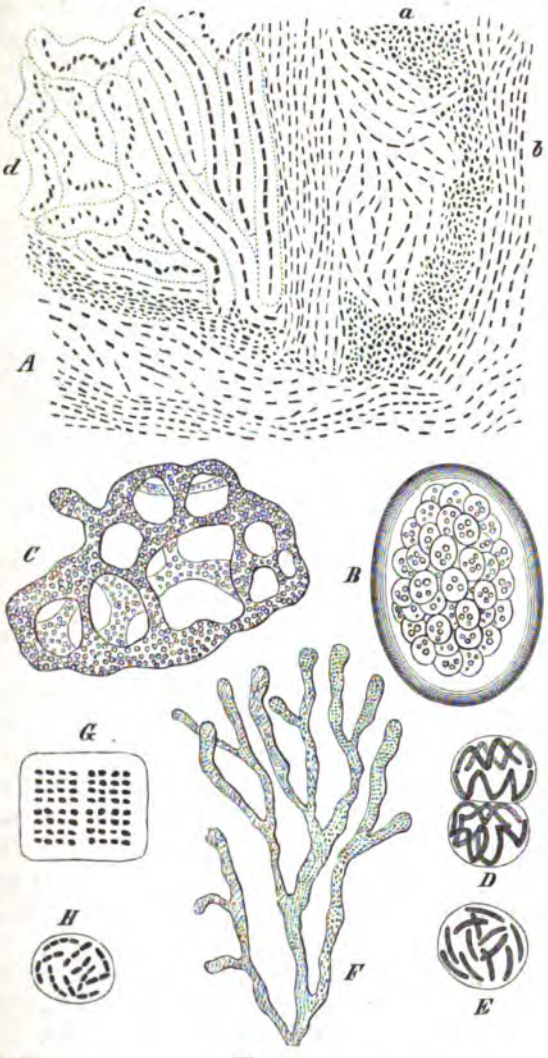
Die erste Form der Anhäufung lässt sich als Anhäufung durch Theilung die letztere als Anhäufung durch Apposition bezeichnen.

Letztere Form der Anhäufung kann auf verschiedenen Ursachen basiren. Sie wird häufig dadurch hervorgerufen, dass schwärmende Zellen, wenn sie im Begriff sind, in den Ruhezustand überzugehen, sich in dichten Schaaren zusammensetzen, was namentlich an festen Gegenständen, oder an der Oberfläche der Substrate geschieht, bald dadurch, dass Spaltpilzzellchen in gährenden oder faulenden Flüssigkeiten in Folge des Auftriebes von Gasblasen zusammengeschwemmt werden; bald sind es Erschütterungen durch Bewegungen der Luft oder durch kleine Thiere (Infusorien, Amoeben) verursacht, welche die Zellchen an der Oberfläche der Flüssigkeit oder im Innern derselben mit einander in nähere Berührung bringen. Die Ursachen der Anhäufung durch Apposition sind mithin meistens rein zufälliger, z. Th. mechanischer Art.

Lagern sich, wie das nur in absolut reinen Culturen geschehen kann, gleichnamige Spaltpilzformen zur Zoogloeenhaut neben einander, und entwickeln sich diese zu Specialzoogloeen, so resultirt eine aus gleichartigen Zoogloeen bestehende zusammengesetzte Zoogloea. Treten aber, wie man das in fast jedem der gewöhnlichen Aufgüsse beobachten kann, Formen ganz heterogener Spaltpilze zur Hautbildung zusammen, und entwickeln sich diese Formen später je nach ihrer eigenartigen Weise zu Special-Zoogloeen, so muss natürlich eine allgemeine Zoogloea resultiren, die aus ganz heterogenen Special-Zoogloeen zusammengesetzt erscheint, einem Gewand vergleichbar, das aus vielen ungleichartigen Flicken zusammengeflickt ward (Fig. 11, A a b c d).

Beobachtet man eine Nährflüssigkeit, in die Spaltpilze eingebracht wurden, so wird man gewöhnlich nach Verlauf von 24 Stunden, mitunter noch früher, mitunter auch später an der Oberfläche zahlreiche winzige Schüppchen bemerken, die noch völlig isolirt erscheinen. Dies sind kleine Zoogloeen. In dem Masse, als sie in die Fläche wachsen, nähern sie sich einander und treten schliesslich in Berührung, ein continuirliches dünnes und glattes Häutchen bildend, das häufig opalisirt. Wenn später eine so reiche Vermehrung der Zellchen und ihrer Gallert stattfindet, dass eine Vergrösserung der Haut in der Richtung des Flüssigkeits-Niveaus nicht mehr möglich ist, tritt eine Kräuselung der Häute ein.

Diejenigen Zoogloeen, welche nach dem ersteren Anhäufungstypus entstehen, sind meist durch bestimmte, individualisirte Gestalt charakterisirt: Sie zeigen nämlich Kugel- (Fig. 11, E), Ei- (Fig. 11, B), Semmel- (Fig. 11, D), Netz- (Fig. 11, C), Schlauch-, Band-, Faden-, Strauch- (Fig. 11, F), Trauben-Form u. s. w. Die nach dem zweiten Typus entstandenen besitzen in der Regel die Form von Kahmhäuten (Fig. 11, A), wie sie an der Oberfläche von Infusionen aller Art so häufig anzutreffen sind, von unregelmässigen Klumpen, Lappen etc., können aber unter Umständen gleichfalls regelmässigere Formen (z. B. die Kugelform, Traubenform etc.) annehmen.



(B. 298.) Fig. 11.

Eine durchaus scharfe Trennung beider Typen ist übrigens nicht möglich. Die Gallerthüllen der Zellen und Zellverbände sind anfangs getrennt, fliessen aber in manchen Fällen später vollständig zusammen, so dass die Einschlüsse in ein gemeinsames Gallertbett eingehüllt erscheinen (Fig. 11, G H). Liegen die Zellen eines Verbandes sehr dicht zusammen, so vergallerten nur die peripherischen Zellen merklich und zwar gewöhnlich nur an der Seite der freien Membran (Fig. 11 B.)[1])

Wo die Zoogloeenbildung von einer Mutterzelle ausgeht, werden die Enkelzellen bisweilen mit ihren Specialhüllen in die Gallerthülle der Tochterzellen, und diese ihrerseits in die der Mutterzelle eingeschachtelt, in ähnlicher Weise wie es bei den Zoogloeencolonieen der Chroococcaceenartigen Spaltalgenformen, z. B. *Gloeothece*, *Gloeocapsa* geschieht. Indessen ist die Einschachtelung wegen der

---

[1]) Solche Formen finden sich z. B. bei *Beggiatoa rosea-persicina* und anderen Spaltpilzen. Man hat sie z. Th. unter dem Formgenus *Ascococcus* beschrieben.

Zartheit der Hüllencontouren meist nicht so deutlich, wie hier und kann später durch Zusammenfliessen der succedanen Hüllen sogar gänzlich verwischt werden.

Da die Membran, wie wir sehen, bei manchen Spaltpilzen (den Fäulnisserregern) aus Mycoproteïn, bei anderen dagegen (den Gährungserregern) aus Cellulose besteht, so muss natürlich auch die Gallert bei jenen Spaltpilzen Mycoproteïn-, bei letzteren Cellulosehaltig sein. In beiderlei Fällen aber besitzt sie grossen Wasserreichthum.

Für die Fälle, in denen die Gallertbildung in so intensiver Weise erfolgt, dass der Querdurchmesser der Hüllen den Querdurchmesser der Einschlüsse ums Vielfache (beim Froschlaichpilz ums 10 bis 20fache) übertrifft, und die Gallerte Knorpelconsistenz zeigt, dürfte wohl mit Sicherheit anzunehmen sein, dass die Spaltpilzzelle fort und fort neue quellende Membranlamellen absondert.

Enthält das Nährmedium, in welchem sich Zoogloeen entwickeln, Eisen in Lösung, so lagert sich dasselbe in Form von Eisenoxydhydrat in die Gallertmasse ein, oder schlägt sich auf derselben nieder, olivengrüne oder rostrothe bis dunkelbraune Färbung bewirkend, die in stark schwefelwasserstoffhaltigen Flüssigkeiten durch Bildung von Schwefeleisen ins Schwarze übergehen kann.

Die Einschlüsse der Zoogloeen können allen möglichen Spaltpilzformen angehören. So giebt es eine *Coccen-*, eine Stäbchen-, *Vibrio-*, *Spirillum-*, *Ophidomonas-*, *Monas-Zoogloea* etc. Ausnahmsweise finden sich auch leptothrixartige Formen in zoogloeenartigen Vereinigungen, wie es z. B. beim Heupilz, bei *Crenothrix* und *Cladothrix dichotoma* der Fall.

Unter gewissen Ernährungsbedingungen schwärmen die kürzern Zoogloeen-Einschlüsse, mögen sie nun der Coccen-, Stäbchen- oder Schraubenform angehören, aus der Gallerte aus, oft so vollständig, dass letztere ganz leer zurückbleibt. Diesem Prozess geht eine starke Quellung der Gallerte voraus, die man meist auch künstlich hervorrufen kann, wenn man die Zoogloeen in Wasser bringt und sie mit dem Deckglas bedeckt. So z. B. zerfliessen unter diesen Bedingungen die Gallertcolonieen der *Beggiatoa roseo-persicina* ziemlich schnell.

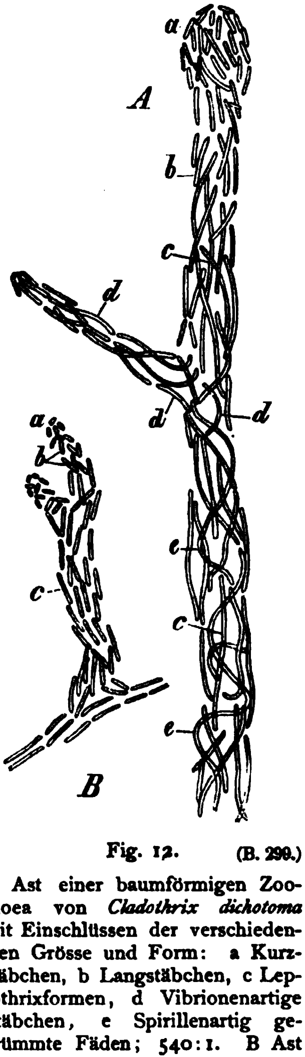


Fig. 12. (B. 290.)

A Ast einer baumförmigen Zoogloea von *Cladothrix dichotoma* mit Einschlüssen der verschiedensten Grösse und Form: a Kurzstäbchen, b Langstäbchen, c Leptothrixformen, d Vibrionenartige Stäbchen, e Spirillenartig gekrümmte Fäden; 540:1. B Ast derselben Zoogloea-Form, bei a mehr Coccenartige, bei b Kurzstäbchen- bei c Langstäbchenförmige Einschlüsse zeigend. 540:1.

Von der Thatsache, dass die verschiedensten Spaltpilzformen sich aus einander entwickeln, kann man sich namentlich auch an den Zoogloeeneinschlüssen überzeugen. Ihre Coccen entwickeln sich zu Kurzstäbchen, diese zu Langstäbchen und endlich durch Aneinanderreihung zu Fäden.

Stäbchen- und Fadenzustände der Zoogloeen lassen unter Umständen die Tendenz erkennen, sich allmählich zu krümmen und so Formen des Spiraltypus (Vibrionen, Spirillen) zu bilden. In dieser Beziehung sind namentlich die Zoogloeen von *Cladothrix* (die sogen. *Zoogloea ramigera)* (Fig. 12) und von *Beggiatoa roseo-persicina* instructiv. Die Stäbchen der Zoogloeen, mögen sie nun einzeln oder zu geraden oder gekrümmten Fäden verbunden sein, gehen schliesslich durch fortgesetzte Theilung in immer kleiner werdende Stücke zur Coccenbildung zurück.

Ausser den in dem vorstehenden morphologischen Abschnitt charakterisirten vegetativen und fructificativen Zuständen weisen die Spaltpilze keine weiteren Entwicklungsphasen auf. Die frühere Behauptung, dass Spaltpilze sich zu höheren, fadenbildenden Pilzen entwickeln könnten (Hallier's polymorphistische Hypothese), ist längst als unhaltbar widerlegt worden.

Abschnitt II.

Physiologie.

I. Ernährung der Spaltpilze.1)

1. Ernährung durch organische Verbindungen.

Wie bereits früher hervorgehoben, geht den Spaltpilzen wegen Mangel an Chlorophyll die Fähigkeit ab, sich das Baumaterial für ihre Zellen selbst zu produciren. Sie sind daher auf bereits vorgebildete organische Substanz angewiesen, und zwar theils auf Stickstoffverbindungen theils auf Kohlenstoffverbindungen.

Was zunächst die Quellen des Kohlenstoffs betrifft, so kann derselbe aus einer grossen Menge von organischen Verbindungen aufgenommen werden. Es ernähren bei Zutritt von Luft fast alle Kohlenstoffverbindungen, mögen sie sauer, neutral oder alkalisch sein. Nur müssen sie sich in Wasser lösen und dürfen nicht allzu giftige Eigenschaften besitzen. Verbindungen die an Kohlenstoff und Wasser reich, an Sauerstoff aber arm sind, ernähren nicht, weil sie ganz unlöslich oder doch schwer löslich sind. Die allzu sauren oder alkalischen Eigenschaften der Nährlösungen stumpft man durch (unorganische) Basen oder Säuren ab. Doch dürfen die Lösungen von nährenden Kohlenstoffverbindungen ziemlich alkalisch sein. Die Spaltpilze entnehmen auch aus denjenigen Kohlenstoffverbindungen, welche in concentrirterem Zustande giftig wirken, wie Alkohol, Essigsäure, Carbolsäure, Salicylsäure etc. nach hinreichender Verdünnung ihren Kohlenstoffbedarf. — Trotz ihrer nahen chemischen Verwandtschaft mit nährenden Substanzen können Kohlensäure, Cyan, Harnstoff, Ameisensäure, Oxalsäure und Oxamid nicht als Kohlenstoffquellen für Spaltpilze dienen.

Die verschiedenen Kohlenstoffverbindungen sind nicht alle gleich ernährungstüchtig, vielmehr zeigt sich in diesem Punkte eine grosse Verschiedenheit. Nach dem Grade ihres Nährwerthes ordnet Nägeli die Kohlenstoffquellen in folgende (nur bedingte Gültigkeit beanspruchende) Reihe:

---

1) Vergl. Nägeli, Untersuchungen über niedere Pilze: Ernährung der niederen Pilze durch Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen. Cohn, Beiträge zur Biologie, Bd. I. Heft II, pag. 191; Ernährung der Bacterien. Pasteur, Abhandlung über die Alkoholgährung (Ann. de Chim. et Phys. LVIII (1858). Deutsch von Victor Griesmayer. Augsburg 1871.

1. Die Zuckerarten.
2. Mannit; Glycerin; die Kohlenstoffgruppe im Leucin.
3. Weinsäure; Citronensäure; Bernsteinsäure; die Kohlenstoffgruppe im Asparagin.
4. Essigsäure; Aethylalkohol; Chinasäure.
5. Benzoësäure; Salicylsäure; die Kohlenstoffgruppe im Propylamin.
6. Die Kohlenstoffgruppe im Methylamin; Phenol (die günstigen Wirkungen der Gährthätigkeit der Zellen und die ungünstigen der Giftigkeit der Verbindungen sind hierbei ausgeschlossen gedacht).

Was ferner den Stickstoff betrifft, so kann derselbe aus allen Verbindungen angeeignet werden, die man als Amide oder Amine bezeichnet (Acetamid, Methylamin, Aethylamin, Propylamin, Asparagin, Leucin, Oxamid, Harnstoff); ferner die Ammoniaksalze (weinsaures, milchsaures, essigsaures, bernsteinsaures, salicylsaures, phosphorsaures Ammoniak etc.) und z. Th. auch salpetersaure Salze (z. B. salpetersaures Kali).

Freier Stickstoff aber kann als solcher nicht assimilirt werden, ebenso wenig der Stickstoff des Cyans und anderer Verbindungen, in denen er als Cyan enthalten ist. Am leichtesten wird der Stickstoff assimilirt, wenn er als NH_2 vorhanden ist. Besonders gut ernähren die Albuminate (Eiweissstoffe) doch müssen dieselben erst in eine diosmirende Form, in Peptone umgewandelt werden, was durch ein von den Spaltpilzzellen ausgeschiedenes Ferment (peptonisirendes Ferment) bewirkt wird. Die Spaltpilze vermögen (im Vergleich zu Schimmel- und Sprosspilzen) sehr energisch zu peptonisiren, doch müssen die Lösungen neutral oder alkalisch sein.

So wie die Kohlenstoff- und Stickstoffquellen für sich assimilationsfähig sind, so sind sie es auch, wenn man sie combinirt verwendet. Auch hier lässt sich etwa folgende von besser zu schlechter nährenden Substanzen fortschreitende Reihe aufstellen.[1])

1. Eiweiss (Pepton) und Zucker,
2. Leucin und Zucker,
3. weinsaures Ammoniak oder Salmiak und Zucker,
4. Eiweiss (Pepton),
5. Leucin,
6. weinsaures Ammoniak, bernsteinsaures Ammoniak, Asparagin,
7. essigsaures Ammoniak.

Combinirte Stickstoff- und Kohlenstoffquellen sind aber nicht für jeden Spaltpilz assimilationsfähig. So kann nach Buchner der Milzbrandpilz nur durch Eiweiss und Eiweisspeptone ernährt werden, während die als Heupilz bekannte Varietät desselben auch in Lösungen von Asparagin und Leucin etc. gedeiht.

2. Ernährung durch Mineralstoffe.[2])

Ausser den organischen Substanzen bedürfen die Spaltpilze wie die übrigen Pflanzen zu ihrer Ernährung anorganischer Verbindungen (Mineralsubstanzen) indessen in nur geringen Mengen. Sie können mit 4 Elementen auskommen:

---

[1]) Es sind hier wieder nur diejenigen Stoffe berücksichtigt, welche in grösserer Menge löslich sind, ohne giftig zu wirken, und ferner die Assimilation ohne Gährthätigkeit.

[2]) Nägeli, Untersuchungen über niedere Pilze, pag. 52. — Cohn, Untersuchungen über Bacterien in Beitr. z. Biol. Bd. I. Heft II: Ueber die Ernährung der Bacterien, pag. 191.

1. Schwefel, 2. Phosphor, 3. einem der Elemente: Kalium, Rubidium oder Caesium, 4. einem der Elemente: Calcium, Magnesium, Baryum oder Strontium (während die höheren Pflanzen Calcium und Magnesium zugleich und ausserdem noch Chlor, Eisen und Silicium bedürfen).

Was den Schwefel anbetrifft, so ist er nach Nägeli als Bestandtheil der Eiweissstoffe den Spaltpilzzellen unentbehrlich. Entnommen wird er aus den Verbindungen der Schwefelsäure, der schwefligen und unterschwefligen Säure. Manche Spaltpilze (Beggiatoen) speichern, wie bereits erwähnt, Schwefel in grossen Massen, in Form von kleineren oder grösseren Körnchen in den Zellen auf.

Man wendet die Mineralsubstanzen in zweierlei Form an, entweder als Asche (von Hafer, Erbsen, Weizenkörnern, Tabak, Holz etc.) oder als Salzlösungen. Da aber die Asche sich oft langsam löst, so sind die Mineralsalze für die Bereitung der Nährflüssigkeit vorzuziehen.

Am zweckmässigsten bedient man sich nach Nägeli für Spaltpilzculturen folgender Mischung von Mineralsalzen:

Dikaliumphosphat (K_2HPO_4)	0,1035 Grm.
Magnesiumsulfat ($MgSO_4$)	0,016 „
Kaliumsulfat (K_2SO_4)	0,013 „
Chlorcalcium ($CaCl_2$)	0,0055 „

auf 100 Ccm. Wasser und 1 Grm. weinsaures Ammoniak.[1])

oder

Dikaliumphosphat (K_2HPO_4)	0,1 Grm.
Magnesiumsulfat ($MgSO_4$)	0,02 „
Chlorcalcium ($CaCl_2$)	0,01 „

auf 100 Ccm. Wasser und 1 Grm. weinsaures Ammoniak.

Ist saure Reaction zulässig, so kann man statt Dikaliumphosphat das saure Phosphat (KH_2PO_4) verwenden.

Ist die Nährflüssigkeit Fleischextrakt, so brauchen Mineralstoffe nicht besonders zugesetzt werden, da sie bereits darin enthalten sind.[2])

Bei Anwendung von besseren kohlenstoff- und stickstoffhaltigen Nährsubstanzen erscheint es zweckmässig, die Mineralstoffe zu vermehren. Darum sind nach Nägeli noch folgende Normalnährflüssigkeiten zu empfehlen:

K_2HPO_4	0,2 Grm.
$MgSO_4$	0,04 „
$CaCl_2$	0,02 „

auf 100 Ccm. Wasser und 1 Grm. Eiweisspepton (oder lösliches Eiweiss).

oder auf 100 Ccm. Wasser, 3 Grm. Rohrzucker und 1 Grm. weinsaures Ammoniak.[3])

Für manche Spaltpilze werden die beiden letztgenannten Normallösungen mit Vortheil in ihrer Concentration noch erhöht, für andere dagegen, besonders solche, die den lebenden Thierkörper bewohnen, empfiehlt es sich, die Lösung noch verdünnter zu halten (die in 100 Wasser enthaltenen Gewichtsmengen auf

---

[1]) Das weinsaure Ammoniak kann durch gleiche Mengen von essigsaurem oder milchsaurem, citronensaurem, bernsteinsaurem Ammoniak etc. oder von Asparagin, Leucin u. s. w. ersetzt werden.

[2]) 1 Grm. Fleischextrakt enthält im Mittel 0,2 Grm. Aschenbestandtheile.

[3]) Statt 1 Grm. weinsaurem Ammoniak kann die gleiche Menge eines anderen Ammoniaksalzes oder 0,5 Grm. salpetersaures Ammoniak oder 0,7 Asparagin oder 0,4 Harnstoff verwendet werden.

⅔ oder ½ herabzusetzen. Die letztgenannten Nährflüssigkeiten sind nämlich äquivalent der Normallösung von 1 % **Liebig**'schem Fleischextrakt, diese aber erweist sich für die in Rede stehenden Spaltpilze weniger günstig als eine 0,5 % Lösung. Die **Cohn**'sche »normale Bacterienflüssigkeit«

Saures phosphorsaures Kali (KH_2PO_4)	0,1 Grm.
Dreibasisch phosphorsaurer Kalk ($Ca_3P_2O_3$)	0,01 „
Schwefelsaure Magnesia ($MgSO_4$)	0,1 „

auf 100 Ccm. Wasser und 1 Grm. weinsaures Ammoniak (aus der **Mayer**'schen Lösung durch Weglassung der 15 Grm. Zucker entstanden), ist für Spaltpilzculturen nach **Nägeli** wenig zu empfehlen.

Für manche Spaltpilze ist die Auswahl von Nährstoffen eine grössere, für andere eine geringere. Zu solchen wählerischen Spaltpilzen gehört nach **Buchner** der Heupilz. Während Fleischextraktlösung oder Heuaufguss immer ein sehr rasches Wachsthum dieser Pilze ermöglichen, wirken einfachere Verbindungen, z. B. weinsaures Ammoniak, nicht oder nur in äusserst geringem Grade ernährend. Solche wählerische Spaltpilze werden natürlich in der Concurrenz mit minder wählerischen eine Benachtheiligung erfahren.

3. Einfluss der Ernährungsweise auf die Formausbildung.[1])

Eines der Hauptergebnisse der neueren Spaltpilzforschung ist dies, dass verschiedene Ernährungsbedingungen im Allgemeinen modificirend auf Form und Dimensionen der Spaltpilze einwirken.

So bildet nach **Buchner**[2]) der Heupilz *(Bacterium subtile)*, wenn er in 5 %, schwach alkalischem Fleischextrakt cultivirt wird, dünne, nur 0,5 μ im Durchmesser haltende Fäden mit längeren 6—10 μ messenden Stäbchen; in einer neutralen Lösung von 0,1 % Fleischextrakt mit 5 % Zucker etwas dickere, 0,8 μ im Durchmesser haltende Fäden mit kürzeren, 4—6 μ messenden Stäbchen; in Heuaufguss (Heu mit vorwiegend holzigen Stengeltheilen) viel dickere, 1,0 μ im Durchmesser haltende Fäden mit längeren, im Minimum 12 μ messenden Stäbchen u. s. w. Selbst die Sporenform kann durch Veränderung des Nährsubstrates modificirt werden. Wie **Buchner** für den Milzbrandpilz zeigte, kommen bei Cultur desselben in Eigelb- und Fleischextraktlösungen mit Alkalizusatz ausserordentlich lange, stäbchenförmige Sporen zur Production, während die in Fleischextraktlösungen erzeugten ellipsoidisch erscheinen. Viel auffallender sind die Formwandlungen nach den Nährbedingungen bei den höchst entwickelten Spaltpilzen *(Beggiatoen, Cladothrix.)*

Nach meinen eigenen Beobachtungen[3]) bildet *Beggiatoa roseo-persicina* langfädige Zustände nur in an organischen Stoffen sehr reichen Medien. In solchen dagegen, die arm an organischer Substanz sind, werden in grossen Mengen Coccenresp. Stäbchen- als Zoogloeenform erzeugt. Aehnliches gilt für *B. alba*. In Schlammaufgüssen erhält man gewöhnlich nur gewöhnliche Fäden, in Algeninfusionen dagegen treten Ophidomonasartige Schrauben auf.

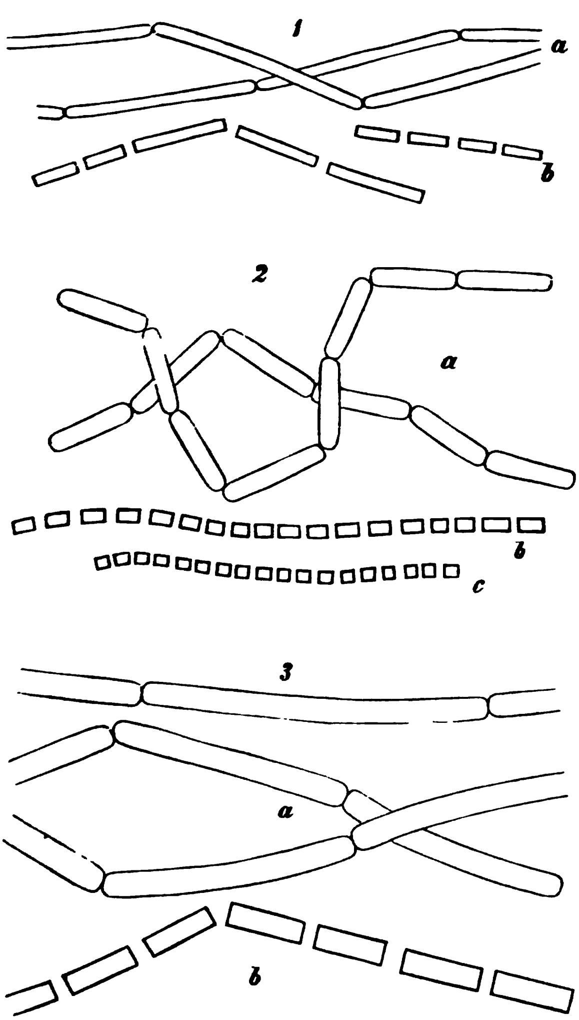
Aus der Einsicht, dass die Spaltpilze nach dem Substrat wandelbar in ihren Formen sind, folgt natürlich, dass man, um den Formenkreis eines Spaltpilzes

---

[1]) **Nägeli**, Niedere Pilze. Derselbe, Untersuchungen über niedere Pilze. Vergl. auch die **Buchner**'schen Abhandlungen daselbst.

[2]) Beiträge z. Morphologie d. Spaltpilze, in **Nägeli**: Untersuch. üb. nied. Pilze. pag. 210.

[3]) Zur Morphologie der Spaltpflanzen; *Beggiatoa alba.*



(B. 800.) Fig. 13.

4000 : 1. Der Heupilz unter verschiedenen Ernährungsbedingungen. 1. In 5% schwach alkalischem Fleischextrakt. Fäden dünn, langgliederig. a) frisch, b) mit Jod behandelt. 2. In einer neutralen Lösung von 0,1% Fleischextrakt mit 5% Zucker. Fäden dicker, Glieder kürzer als bei 1; a) frisch, b) mit Jod behandelt, Kurzstäbchen und Coccen zeigend; 3. In Heuaufguss, Fäden sehr dick und langgliederig, a) frisch, b) mit Jod behandelt (nach Buchner).

festzustellen, denselben unter möglichst verschiedenen Bedingungen zu kultiviren hat, eine Aufgabe, die eben nicht leicht zu lösen ist.

Auch auf die Ausbildung der Cilien scheint die Ernährungsart von Einfluss zu sein. Der Heupilz z. B. schreitet nach Buchner niemals zur Schwärmerstufe vor, wenn er in mit Mineralsalzen versehener 1% Asparaginlösung bei 25° C. cultivirt wird, während er, im Heuaufguss bei derselben Temperatur gezüchtet, immer die bekannten Stäbchenschwärmer hervorbringt.

4. Einfluss der Ernährungsweise auf die physiologischen Eigenschaften.

Auch auf die physiologischen Eigenschaften ist die Ernährungsweise bei allen Spaltpilzen von einem gewissen, meistens bedeutsamen Einfluss. Das ausgezeichnetste Beispiel bietet der Milzbrandpilz, dessen infectiöse Eigenschaften man nach Buchner durch Züchtung in gewissen Nährlösungen völlig verschwinden machen kann und der Heupilz, dem sich in besonderen Nährlösungen infectiöse Eigenschaften anzüchten lassen.

Manche der chromogenen Spaltpilze bilden nur unter gewissen Nährverhältnissen Farbstoffe, unter anderen nicht:

II. Wirkungen der Spaltpilze auf das Substrat.

Die Wirkungen der Spaltpilze auf ihre Nährböden bestehen im Allgemeinen darin, dass mehr oder minder complicirte chemische Verbindungen, insbesondere organische, eine Zerlegung erfahren in einfachere Verbindungen.

Je nach der Natur der Spaltpilze und je nach der Beschaffenheit des Substrates erleidet jener Prozess gewisse Modificationen und zeigt daher eine gewisse Mannigfaltigkeit.

Vor allen Dingen wohnt den Spaltpilzen die Fähigkeit inne, den hochwichtigen Prozess zu erregen den man als Fäulniss im eigentlichen Sinne bezeichnet (Fäulnisspilze, saprogene Spaltpilze). Letztere besteht darin, dass die im todten oder lebenden Thier- und Pflanzenkörper sich findenden complicirten stickstoffhaltigen Verbindungen (Proteïnkörper) zersetzt werden.[1]) Sie macht sich fast immer durch höchst widerliche Gerüche (Leichen, faule Eier etc.) bemerkbar; doch giebt es der Fäulniss analoge Zersetzungsformen, bei denen kein besonders eigenthümlicher, widriger, sondern nur ein rein ammoniakalischer Geruch hervortritt. Dahin gehört diejenige Fäulnissart, welche durch Heu- oder Milzbrandbacterien hervorgerufen wird.

Sowohl bei der eigentlichen Fäulniss als bei der letzterwähnten Fäulnissform bilden sich Stoffe, die auf den Thier- und Menschenkörper als chemische Gifte wirken, in ähnlicher Weise wie das putride Gift.

Die durch die Fäulniss gebildeten Fettsäuren, sowie gewisse Amidosäuren werden schliesslich durch bestimmte andere Formen von Spaltpilzen zu Kohlensäure, Wasser und Ammoniak verbrannt, und so die complicirten Verbindungen der Eiweissstoffe schliesslich in die einfachsten umgewandelt.

Eine andere bemerkenswerthe Fähigkeit gewisser Spaltpilze liegt darin, dass sie als Erreger sehr verschiedener Gährungformen fungiren:

1. Sie bewirken Milchsäuregährung, indem sie die Zuckerarten (wie Traubenzucker, Milchzucker) überführen in Milchsäure.[2]) (Milchsäurepilz). Hierauf beruht 1. das den Hausfrauen nur zu wohl bekannte Sauerwerden der Gemüse, Compots etc., überhaupt aller der Speisen, welche, wenn auch nur in äusserst minimalen Quantitäten, Zucker enthalten, was, wie bekannt, bei allen vegetabilischen Nahrungsmitteln der Fall ist. 2. das Sauerwerden der Milch, die bekanntlich 3—6 % Milchzucker enthält. 3. die Bildung von Sauerteig. 4. das Sauerwerden des Bieres (sofern es nicht durch Essiggährung hervorgerufen wird.) 5. das Sauerwerden der Gurken etc. Auch im menschlichen Körper kann aus dem von vegetabilischer Nahrung her stammenden Zucker durch Spaltpilze Milchsäure erzeugt werden, so z. B. im Magen, namentlich wenn sein Inhalt in Folge krankhafter Affection nur wenig sauer oder neutral reagirt und so die Vegetation jener Organismen begünstigt.

2. Sie rufen Buttersäuregährung hervor, indem sie aus Glycerin, Mannit, Dextrin, Milchzucker, Stärke etc. Buttersäure bilden.[3]) (Buttersäurepilz = *Clostridium butyricum)*. Ein derartiger Process vollzieht sich z. B. in der sauren Milch, wobei diese ranzigen Geschmack annimmt, sowie bei dem Reifen des Käses, des Sauerkohls und der sauren Gurken. Diese Nahrungsmittel,

---

[1]) Literatur: COHN, Untersuchungen über Bacterien in Beitr. z. Biol. Bd. I. Heft II., pag. 202: Ueber die Fermentwirkungen der Bacterien. — NENCKI, Ueber den chemischen Mechanismus der Fäulniss; Journ. f. pract. Chemie. Neue Folge, Bd. 17, 124. — Beiträge z. Biologie der Spaltpilze; ebenda, Bd. 19 und 20. — NÄGELI, Die niederen Pilze. — BUCHNER, Ueber die experimentelle Erzeugung des Milzbrandcontagiums aus den Heupilzen; in NÄGELI, Untersuchungen über niedere Pilze, pag. 141.

[2]) Doch wird hierbei nicht aller Zucker in Milchsäure umgesetzt; ein geringes Quantum erfährt eine andere Zersetzung, wie die Entwicklung von Kohlensäure beweist.

[3]) Nach NENCKI findet auch bei der Fäulniss der Proteïnsubstanzen bei Luftabschluss Buttersäurebildung statt.

anfangs durch Milchsäure rein sauer, gewinnen in Folge der Buttersäurebildung den bekannten eigenthümlichen Beigeschmack.

3. Sie sind fähig Essiggährung hervorzurufen und zwar dadurch, dass sie Alkohol zu Essigsäure oxydiren (Essigpilz, *Bacterium (Mycoderma) aceti)*. Es geschieht dies an der Oberfläche alkoholischer Flüssigkeiten (Bier, Wein, gegohrenen Fruchtsäften) wo sie eine Kahmhaut (Essigmutter) bilden. Auf diesen Gährungsprocess gründet sich die Schnellessigfabrikation, wie sie in Frankreich betrieben wird. (Den kahmhautbildenden Sprosspilzen wird von manchen Seiten irrthümlicher Weise gleichfalls Essiggährung zugeschrieben. Sie kommen häufig in Gemeinschaft mit dem Essiggährungs-Spaltpilze vor.)

Nach Nencki entsteht Essigsäure auch als Nebenprodukt bei der Fäulniss der Proteïnsubstanzen bei Luftabschluss.

4. Sie erregen die schleimige Gährung (Gummi- oder Mannit-Gährung) indem sie Zucker in Gummi oder Mannit überführen (Pilz der schleimigen Gährung). Dieser Process spielt sich sowohl in ungegohrenen als in gegohrenen Getränken (Zuckerwasser, Zuckerrübensaft, Wein, Bier etc.) ab und bewirkt, dass die Flüssigkeiten schleimig, fadenziehend werden. Daher auch der Name »langer« Wein, »langes« Bier. Bisweilen tritt die Gummibildung so intensiv auf, dass die Flüssigkeit selbst aus der umgekehrten Flasche nicht herausfliesst. Wein- und Bierfabrikanten können durch den Process der Mannitgährung unter Umständen empfindliche Verluste zugefügt werden.

5. Gewisse Formen bewirken nach Pasteur und van Tieghem die Ammoniakgährung, wobei der Harnstoff des Urins in kohlensaures Ammoniak umgewandelt wird[1]) *(Ascococcus Billrothii)*. Auch die dem Harnstoff verwandte Hippursäure kann nach van Tieghem durch Spaltpilze eine Zerlegung erfahren in Benzoësäure und Glycocoll.

6. Eine Reihe von Spaltpilzen (chromogene Spaltpilze oder Pigmentbacterien) bewirkt die sogenannten Farbstoffgährungen (Pigmentgährungen).[2]) Hierbei entstehen nämlich meist intensiv roth, gelb, grün, blau, violett, braun etc. erscheinende Pigmente. Nach Nägeli gehören einige der Membran an, andere aber ohne Zweifel dem Inhalte, noch andere sind, wie es scheint, nicht an die Zellen gebunden. Ob die ersteren intracellulär entstehen und nachher durch die Membran durchgeschwitzt werden, oder ob sie ausserhalb der Spaltpilzzellen, durch deren Wirkung auf das Substrat entstehen, und dann erst den Zellen eingelagert werden, wurde bisher noch nicht sicher entschieden. Solche farbstofferzeugenden (chromogenen) Spaltpilzformen treten namentlich auf gekochten stärkemehlhaltigen Substraten (Kartoffelscheiben, Weissbrod, Hostien, Reis, Rüben), wenn diese feucht gehalten werden, auf eiweisshaltigen Körpern (gekochten Eiern) auf Excrementen der Säugethiere (Kaninchenkoth), auf Schlamm, sowie in der Milch blaue, rothe, gelbe Milch) in Nährlösungen, die mit Ammoniak-Salzen, mit Asparagin oder mit Harnstoff angestellt werden, u. s. w. auf. Interessant ist die Thatsache, dass die Pigment-Spaltpilze in den einen Substraten Farb-

---

[1]) Cohn, Beiträge z. Biol. Bd. I., Heft III., pag. 145.

[2]) Literatur: Schröter, Ueber einige von Bacterien gebildete Pigmente, in Cohn, Beitr. z. Biol. Bd. I., Heft II., — Cohn, Untersuchungen über Bacterien, Beitr. z. Biol. Bd. I., Heft II., pag. 206 ff. — Nägeli, Die niederen Pilze in ihren Beziehungen zu den Infectionskrankheiten, pag. 9. Derselbe, Untersuchungen über niedere Pilze, pag. 20. — Neelsen, Studien über die blaue Milch. Beitr. z. Biol. Bd. III., Heft II. — Gessard, De la pyocyanine et son microbe *(Micrococcus pyocyaneus)*.

stoffe bilden, in anderen dagegen nicht, auch wenn sie sich hier reichlich vermehren. Ein Beispiel bietet der Pilz der blauen Milch, der in Glycerin, Gummilösung, Zuckerlösung etc. niemals Blaufärbung bewirkt, trotzdem er daselbst üppig gedeiht. In ihrem chemischen und spectroscopischen Verhalten zeigen einige dieser Farbstoffe eine gewisse Verwandschaft mit Anilinfarben.

Wie Fitz[1]) zuerst fand und Buchner[2]) bestätigte, vermag die im Heuaufguss vorkommende Glycerin-Aethylbacterie das Glycerin zu Aethyl-Alkohol zu vergähren; eine andere, gleichfalls im Heuaufguss sich findende Bacterie vergährt das Glycerin zu Butylalkohol. Nach neueren Beobachtungen soll es ferner feststehen, dass gewisse Spaltpilze, ähnlich den Sprosspilzen, gewöhnlichen Alkohol bilden können.

Bei den Spaltpilzgährungen (Mannit-, Milchsäure-, Buttersäuregährung) wird übrigens in grösseren Mengen Kohlensäure entwickelt.

Bei Anwendung von Weinsäure als Nährgut wird nach Pasteur von den Spaltpilzen (wie auch von den Spross- und Schimmelpilzen) die rechtsdrehende Modification aufgenommen, während die links drehende in der Flüssigkeit zurückbleibt.

Die so bedeutsame Frage, ob ein und derselbe Spaltpilz im Stande sei, unter verschiedenen Ernährungsbedingungen als Erreger so ganz heterogener Zersetzungsformen wie Gährung und Fäulniss zu fungiren, harrt zur Zeit noch ihrer vollen Lösung. Indessen wird sie voraussichtlich für manche Spaltpilze im negativen Sinne gelöst werden. Wenigstens steht für den Heupilz *(Bacterium subtile)* fest, dass er zwar Eiweisssubstanzen zersetzen, nicht aber auch Gährung bewirken kann. Gährung und Fäulniss pflegt man auch hin und wieder unter dem gemeinsamen Begriff »Hefenwirkungen« zusammenzufassen und die diese Processe hervorrufenden Spaltpilze dann als »Spalthefe« zu bezeichnen.

Früher hegte man mit Traube und Hoppe-Seiler die Ansicht, die Gähr- und Fäulniss-Wirkungen der Spaltpilze wie der Sprosspilze seien zurückzuführen auf einen besonderen in den Spaltpilzzellen vorhandenen Stoff (ein »Ferment«), der auf das Gähr- und Fäulnissmaterial zersetzend wirke. So sprach man von einem Milchsäure-, einem Buttersäure-, einem Harngährungs-, einem Essig-Ferment etc. (Fermenttheorie). Nach Nägeli's Untersuchungen und kritischen Betrachtungen aber verhält sich die Sache durchaus anders. In seiner wichtigen Theorie der Gährung führt jener Forscher aus, dass die Gährung (im weitesten Sinne) bewirkt wird, indem die Bewegungszustände (Schwingungen) der Moleküle, Atomgruppen und Atome der verschiedenen, das Plasma zusammensetzenden Verbindungen übertragen werden auf das Gährmaterial, wodurch das Gleichgewicht in dessen Molekülen gestört und dieselben zum Zerfallen gebracht werden. (Molekularphysiologische Theorie.[3]) Von Seiten der Fäulnissspaltpilze gelangen zwar wirklich Fermente (Enzyme) zur Ausscheidung, welche coagulirtes Albumin lösen, und für den im Rübensaft der Zuckerfabriken sich entwickelnden Froschlaichpilz *(Leuconostoc mesenterioides)* wurde gleichfalls festgestellt, dass er ein Ferment (Invertin) abscheidet, welches den Rohrzucker in Traubenzucker umwandelt (invertirt).

Manche Spaltpilze scheiden ein Ferment ab, welche Cellulose löst; manche ein Ferment, welches Stärke löst (z. B. der Buttersäurepilz).[1] Allein diese Fermentbildung hat mit der Zersetzung des Nährmaterials, wie sie bei der Gährung und Fäulniss bewirkt wird, nichts zu thun. Sie hat bloss die Aufgabe, das Nährmaterial zu einem wirklichen, d. h. diosmirfähigen Nährmaterial zu machen, also für den Zersetzungsprocess durch die Spaltpilzzellen vorzubereiten.

---

[1]) Fitz, Ueber Schizomyceten-Gährungen III. Bericht der deutschen chem. Gesellschaft. Bd. 9 (1878), pag. 49. — Buchner, Zur Morphologie der Spaltpilze in Nägeli's Untersuchungen über niedere Pilze, pag. 220.

[3]) Nägeli, Theorie der Gährung. Ein Beitrag zur Molecularphysiologie. München 1879.

Gährung und Fäulniss gehen nach NÄGELI theils innerhalb der Spaltpilzzellen, theils ausserhalb derselben vor sich, in deren nächster Umgebung.

Die Frage, an welche Entwicklungsformen die Fäulniss- und Gährungserscheinungen der Spaltpilze geknüpft sind, lässt sich wenigstens allgemein dahin beantworten, dass fast ausnahmslos die Schwärmzustände, sei es der Micrococcen, sei es der Stäbchen-, Vibrio- oder Spirillenform die fermentativ wirksamsten sind. Daher wird man überall da, wo Gährungs- oder Fäulnissprocesse sich im Stadium besonderer Intensität befinden, fast stets die eine oder die andere jener Formen in Menge schwärmend antreffen. Eine Ausnahme von dieser Regel bildet vielleicht die Essiggährung, bei der, wie es scheint, meist ruhende Formen (Micrococcen, Stäbchen- und Fadenformen) wirksam sind. Der Milzbrandpilz bildet, auch im Stadium intensivster Zersetzungswirkung, niemals Schwärmzustände.

Wie PFLÜGER[2]) nachwies, rufen gewisse Spaltpilze im Fleische der Seefische Zersetzungserscheinungen hervor, welche insofern von besonderem Interesse sind, als sie Phosphorescenz-Erscheinungen bedingen. Das Phänomen ist bekanntlich an faulenden Seefischen, namentlich an Schellfischen häufig zu beobachten, wo die leuchtenden Flecke meist an der Bauchseite und am Auge auftreten. Auch am Fleisch unserer Schlachtthiere rufen, wie NÜESCH zeigte, Micrococcen (»nebst hefeartig vergrösserten Zellen«) die nämliche Erscheinung hervor. Dass sie wirklich auf der Wirkung von Spaltpilzen beruht, lehrten die Uebertragungsversuche auf frisches Fleisch.[3]) (Vielleicht ist die »Oscillaria«, die MEYEN[4]) im atlantischen Ocean in grosser Menge phosphorescirend fand, auch ein Spaltpilz und zwar eine Beggiatoa.)

Die Zersetzung organischer Verbindungen ist jedoch nicht die einzige Wirkung der Spaltpilze: Man hat nachgewiesen, dass sie selbst anorganische Verbindungen zu zersetzen im Stande sind. Eine derartige Fähigkeit kommt z. B. den Beggiatoen zu. Bei ihrer Vegetation in schwefelhaltigen Wässern (besonders Fabrikwässern und Schwefelthermen) zerlegen sie anorganische Schwefel-Verbindungen, insbesondere schwefelsaures Natron, und bedingen dadurch die Entwicklung von Schwefelwasserstoff.[5])

Bei allen den genannten Zersetzungsprocessen erfolgt früher oder später die Bildung von Stoffen, welche die Zersetzungstüchtigkeit und Vermehrungsfähigkeit der betreffenden Spaltpilze zuerst vermindern und dann gänzlich aufheben, also wie Gifte wirken. Dieser Satz gilt sowohl für die Fäulniss, wie für die Gährung und die Zerlegung anorganischer Verbindungen. So erzeugen z. B. die Fäulniss erregenden Formen Phenol, Indol, Scatol, Kresol, Phenylessigsäure, Phenylpropionsäure etc.; alle diese Körper verhindern schliesslich auch die Weiterentwicklung jener Formen. Ebenso wird die Vegetation des Essig-, Milchsäure-, Buttersäurepilzes etc. schliesslich durch Bildung von Essigsäure, resp. Milchsäure, Buttersäure u. s. w. gehemmt.[1])

---

[1]) Vergl. auch ADOLF MAYER, Die Lehre von den chemischen Fermenten oder Enzymologie. Heidelberg 1882.

[2]) Archiv 1875.

[3]) Man vergl. auch LUDWIG, Pilzwirkung (Programm des Gymnasiums zu Greiz 1882.) Nach Mittheilungen LUDWIG's können die bei Fischen Phosphorescenz hervorbringenden Spaltpilze auch Phosphorescenz des Fleisches anderer Thiere bewirken.

[4]) Reise um die Erde. I, pag. 55.

[5]) Vergl. COHN, Untersuchungen über Bacterien (Beiträge zur Biologie. Bd. I. Heft III. pag. 173.)

Es ist daher von Wichtigkeit, der Anhäufung von Zersetzungsproducten in den Culturen vorzubeugen.

In der Regel hat die Spaltpilzvegetation Säurebildung zur Folge. Ausnahmen hiervon wurden von Pasteur für den Harnpilz *(Micrococcus ureae)* von Schröter, Cohn und Nägeli für *Ascococcus Billrothii* sowie für Pilze der Pigmentgährungen constatirt, welche die ursprünglich saure Reaction des Substrats in eine alkalische umwandeln infolge der Entwicklung von Ammoniak.

Mit der Säurebildung durch Spaltpilze einerseits und der Abneigung gegen Säure andererseits steht in causalem Zusammenhang ein gewisses Successionsverhältniss in der Spaltpilz-, Sprosspilz und Schimmelpilzvegetation.

In neutraler oder sehr schwach alkalischer, Kohlehydrate oder Eiweiss enthaltender Nährlösung werden in der Regel zunächst die Spaltpilze zur Herrschaft gelangen. Erst später kommen die Sprosspilze und schliesslich die Schimmelpilze zur Geltung.

In säurehaltiger Nährflüssigkeit aber ist die Folge gewöhnlich eine andere. In Fruchtsäften, wie Most, verdünntem Pflaumendecoct etc., treten in der Regel zunächst Sprosspilze auf, welche Weingeist bilden, dann kahmhautbildende Spaltpilze, welche den Alkohol zu Essigsäure oxydiren, dann Sprosspilze der Kahmhaut, welche die Säure aufzehren und endlich Schimmelpilze. Es folgen hier also 4 Stadien der Pilzbildung aufeinander.

Ist das Nährsubstrat besonders säurereich, oder zu concentrirt, als dass sich Spross- oder Spaltpilze entwickeln könnten, so gelangen zunächst nur Schimmelpilze zur Entwicklung und erst später treten Sprosspilze und schliesslich Spaltpilze auf.

III. Verhalten gegen Temperaturen.[2])

Wie bei den übrigen Pflanzen wirkt auch bei Spaltpilzen eine Erhöhung der Temperatur im Allgemeinen begünstigend, ein Sinken derselben retardirend auf die Lebensprocesse. Im Ganzen und Grossen darf man sagen, dass sich die Temperatur des menschlichen Körpers für die Spaltpilzentwickrung nahezu am günstigsten erweist.

Wachsthum und Vermehrung schreiten vor, bis ein Maximum der Temperatur erreicht ist und werden schon bei geringer Ueberschreitung desselben sistirt. Dieses Maximum liegt, wie auch Nägeli besonders betont, für jeden Spaltpilz und für jede Function (bei übrigens gleichen Bedingungen) bei einem anderen Temperaturgrad.1) Sie schwankt ferner bei demselben Pilz und derselben Function je nach der chemischen Zusammensetzung, der Consistenz und sonstigen Beschaffenheit des Substrats, nach dem Mangel oder der Anwesenheit von Sauerstoff etc.2) Geht die Temperatur weiter und weiter über das Maximum hinaus, so werden die Lebensvorgänge schwächer und schwächer und erlöschen sodann (Wärmestarre); endlich werden die vegetativen Zellen gänzlich abgetödtet, und zwar im feuchten Zustande schneller als im trocknen.

---

[1]) Wernich, Die aromatischen Fäulnissproducte in ihrer Einwirkung auf Spalt- und Sprosspilze. Virchow's Archiv. Bd. 78 (1879), pag. 51. —

[2]) Cohn, Untersuchungen über Bacterien in Beitr. z. Biol. Bd. I., Heft II., pag. 213: Verhalten der Bacterien zu extremen Temperaturen. — Eidam, Einwirkung verschiedener Temperaturen und des Eintrocknens auf die Entwicklung von Bacterium Termo, in Cohn, Beiträge z. Biol. Bd. I, Heft III. Frisch, Ueber den Einfluss niederer Temperaturen auf die Lebensfähigkeit der Bacterien. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. in Wien. Bd. 75 u. Bd. 80 (auch in den medicin. Jahrbüchern. 1879. III. u. IV.). Nägeli, die niederen Pilze, pag. 30. Delbrück, Säuerung des Hefenguts (Zeitschrift für Spiritusindustrie 1881). Brefeld, Bacillus subtilis (Schimmelpilze, Heft IV.) Buchner, Desinfection von Kleidern und Effecten, an denen Milzbrandcontagium haftet (in Nägeli, Untersuchungen über niedere Pilze, pag. 225).

Aus dem Zustande der Wärmestarre unter günstige Ernährungsbedingungen versetzt, erwachen sie wieder zu neuem Leben, und die vegetativen Zustände des Milzbrandpilzes behalten nach Buchner in neutralen oder schwach alkalischen Lösungen von 0,5 % Fleischextrakt selbst bei 75—80° C. in der Dauer von 1¼ St. gehalten noch immer ihre infectiösen Eigenschaften. Bei 90° C. wurden sie jedoch nach kurzer Einwirkung getödtet.

Mit dem Sinken der Temperatur werden die Lebensvorgänge gleichfalls allmählich schwächer und hören zuletzt auf (Kältestarre).3) Bei *Bact. Termo* tritt nach Eidam die Kältestarre bei gewisser Ernährung von + 5° C. abwärts ein. Nach Horvath kann die genannte Spaltpilzform bis — 18° C. ertragen. Eingefrorene Spirillen begannen bei allmählicher Steigerung der Temperatur wieder ihre charakteristische Bewegungen anzunehmen. Nach eigenen Versuchen vertragen mit Gallertscheiden versehene *Crenothrix*-Fäden eine mehrwöchentliche Temperatur von — 8°R. gleichfalls ohne Schaden. Aehnliches gilt für den Pilz der blauen Milch *(Bacterium cyanogenum)* nach Fuchs und Haubner. Ja nach Frisch halten manche Spaltpilze selbst eine kurz dauernde Abkühlung bis auf — 110° C. aus!

Veränderungen der Temperatur können bei manchen Spaltpilzen wesentliche Veränderungen in den physiologischen Eigenschaften bewirken. Als Beispiel möge der Milzbrandpilz dienen. Cultivirt man ihn nach Buchner in Fleischextrakt bei 25° C., so bleibt bei beliebig lange fortgesetzter Cultur die infectiöse Wirksamkeit die nämliche, die sie anfangs war. Züchtet man ihn aber in Fleischextrakt bei 36° C. (und gleichzeitig im Schüttelapparat), so wird eine allmähliche Abnahme der Infectionskraft herbeigeführt, die mit jeder Generation wächst. (Wenn auch hierbei jedenfalls die durch Schütteln bewirkte Sauerstoffzufuhr mit wirksam ist, so hängt doch ohne Zweifel jene Wirkung wesentlich von der Temperatur ab.) Veränderungen in der Temperatur bedingen auch vielfach Aenderungen in der Gestaltung der Zellen. So weiss man durch Buchner, dass die Erniedrigung der Temperatur bei gewissen Milzbrandculturen von 36° C. auf Zimmer-

---

1) So gedeiht z. B. der Pilz der blauen Milch in Milch am besten bei ca. 15° C.; der Essigpilz auf böhmischem Bier dagegen am besten bei ca. 33° C.; die Glycerinäthylbacterie in 2 % Fleischextrakt mit 5 % Glycerin am besten bei 36° C. u. s. w. Ueberlässt man nach Delbrück eine Maische von 200 Grm. Trockenmalz auf 1000 Centim. Wasser einer Temperatur von 40° C., so entwickelt sich üppig der Buttersäurepilz; überlässt man sie einer Temperatur von 50°, der Milchsäurepilz.

2) Bei den meisten Temperaturangaben der Literatur sind diese Momente nicht berücksichtigt und die Angaben daher werthlos.

3) Man kann sich diese Eigenschaft zu Nutze machen, wenn es darauf ankommt, die Spaltpilze in Culturen anderer Pflanzen (z. B. Algen) in Nährlösungen oder Aufgüssen niederzuhalten.

temperatur die Production von krankhaften Zuständen (gewisse Involutionsformen, die durch sonderbare Form ausgezeichnet sind) zur Folge hat. Weitere Ermittelungen der Art und Weise wie die Temperaturveränderungen auf die Formbildung der Zellen der verschiedensten Spaltpilze einwirken, fehlen zur Zeit noch.

Nach Prazmowski's Angabe für den Heupilz, dass bei einer Erhöhung der Temperatur auf 40° C. sämmtliche Stäbchen in lebhafte Bewegungen übergiugen, hat es den Anschein, als ob eine Temperaturerhöhung auch auf die Ausbildung der Cilien von Einwirkung sein könne. Dass die Dauer des Kreislaufes der Entwicklung von der Spore wiederum zu Spore nach der Höhe der Temperatur gewissen Schwankungen unterliegen muss, folgt schon aus dem Eingangs dieses Abschnittes Gesagten. So vollzieht sich nach Brefeld der Entwicklungs-Cyclus vom Heupilz im Heuaufguss bei 24° C. in 24—30, bei 20° in 48 Stunden, bei 15° erst in 4—5 Tagen.

Dass auch der Eintritt der Sporenbildung von der Temperatur abhängig ist, geht z. B. aus den Versuchen Koch's am Milzbrandpilz hervor. Es stellte sich dabei heraus, dass der Pilz in *Humor aqueus* cultivirt bei 35° C. seine Sporen schon innerhalb 20, bei 30° innerhalb 30, bei 18—20° erst innerhalb 2½—3 Tagen bildet. Bei 15° C. scheint diesem Pilz die Fähigkeit der Sporenbildung gänzlich abhanden zu kommen[1].)

Die Keimung der Dauersporen steht, wenigstens bei manchen Spaltpilzen, gleichfalls in Abhängigkeit von einem gewissen Wärmegrade. So z. B. hat man die Milzbrandsporen, um sie zur Keimung zu bringen, bei 35—37° C. zu halten, bei herabgesetzter Cultur keimen sie gar nicht. Sporen anderer Spaltpilze sind auch in dieser Richtung minder empfindlich.

Was sehr hohe Temperaturen betrifft, vermögen die vegetativen Spaltpilzzellen 100° C. wohl auch in dem Stadium nicht zu überstehen, wo sie mit dichten, derben Gallerthüllen überkleidet sind.

Dagegen besitzen eine gewisse Widerstandsfähigkeit gegen Siedhitze die Dauersporen. Für den Heupilz wenigstens ist diese wichtige Thatsache durch die Untersuchungen Cohn's, Brefeld's, Prazmowski's und Buchner's vollkommen sicher gestellt.

Wahrscheinlich verhalten sich die Sporen mancher anderen Spaltpilze ebenso. Den Grund für solche Resistenz wird man ohne Zweifel zu suchen haben in der derben Consistenz der Sporenhaut. Doch ist zu beachten, dass die Milzbrandsporen, wie Buchner zeigte, bereits bei Siedetemperatur getödtet werden, wenn man dieselbe 4 Stunden hindurch erhält. Zur Abtödtung der Sporen des Heupilzes ist ein mindestens einstündiges Kochen bei 110°C. erforderlich. Da man nie wissen kann, ob nicht in einer zur Reincultur zu verwendenden Nährlösung Spaltpilzsporen fehlen, so hat man jede Nährlösung unter jener Bedingung spaltpilzfrei zu machen (zu sterilisiren), ein Verfahren, das sich natürlich auch auf die Glasgefässe und sonstigen Geräthschaften bezieht, die man übrigens im trockenen Zustande einer Temperatur von 120° C. aussetzt oder ausglüht, in Rücksicht auf den Umstand, dass im trockenen Zustande die Sporen eine noch höhere Temperatur aushalten, als im benetzten. Für die Tödtung der Milzbrandsporen im trockenen Zustande genügt nach BUCHNER übrigens schon eine 2½stündige Erhitzung auf 110° C. Die Temperatur ist ferner von Einfluss auf die Bildung und Wirksamkeit der Fermente *(Encymen)* der Spaltpilze[1]), wie sich das schon a priori erwarten lässt. Bei gewissen, noch unter dem Siedepunkt liegenden Temperaturen verlieren sie ihre Wirksamkeit, bei gewissen Wärmegraden werden sie am reichlichsten gebildet und sind am wirksamsten (encymotisches Wirkungsoptimum).

---

[1]) Andere Spaltpilze sind weniger empfindlich. So ein *Clostridium*, welches Diatomeen, besonders grosse Synedren bewohnt, also im Wasser lebt. Man findet die Sporenbildung noch immer im vollen Gange begriffen, wenn die seichten Tümpel, in denen der Pilz lebt, sich bereits mit Eis bedecken.

IV. Verhalten gegen Gase.

Es kommt vor Allem das Verhalten zum Sauerstoff in Betracht.[2])

Was den Process der eigentlichen Fäulniss betrifft, so ist es, wie NÄGELI und NENCKI zeigten, vollkommen gleichgültig, ob Sauerstoff-Zutritt oder Abschluss vorhanden. (Der Fäulnissprocess der Spaltpilze verhält sich also in dieser Beziehung analog der Alkoholgährung. Auch für die Gährthätigkeit der Hefe ist bekanntlich Sauerstoff-Zutritt oder Abschluss ein durchaus gleichgültiges Moment.) Anders liegt die Sache für die bereits oben erwähnte Fäulnissform, die vom Heu-Milzbrandpilz hervorgerufen wird. Sie steht durchaus in einem Abhängigkeitsverhältniss zum Sauerstoff.

Was sodann die Gährungsprocesse anlangt, so verlangen die Harnsäuregährung, die Gährung des Asparagins, die sogenannten Oxydationsgährungen (wie Essiggährung, Pigmentgährungen) entschieden Luftzutritt; wogegen gewisse andere Gährwirkungen, wie die Buttersäuregährung, die Mannitgährung, die Glyceringährung etc. bei einer gewissen Intensität auch ohne Gegenwart von freiem Sauerstoff vor sich gehen können. Doch begünstigt die letztere die Gährthätigkeit.

Man pflegt solche Spaltpilze und Spaltpilzformen, welche bei genügender Ernährung ohne freien Sauerstoff zu leben und Zersetzungsprocesse hervorzurufen befähigt sind, als anaërobie oder anaërophyte zu bezeichnen, im Gegensatz zu den des Sauerstoffs bedürftigen aërobien oder aërophyten Formen.

Nach ENGELMANN[3]) weisen die Schwärmzustände gewöhnlicher Fäulnissbacterien, namentlich kleinerer Formen, und vor allen Dingen gewisse Schraubenformen ein ausserordentlich grosses Sauerstoffbedürfniss auf. Es lässt sich dies schon constatiren, wenn man einen solche Schwärmzustände enthaltenden Tropfen mit dem Deckglas bedeckt. Die Schwärmer drängen sich dann in dichtem Gewimmel an dem Rande des Tropfens oder um zufällig eingeschlossene Luftblasen zusammen. Bringt man grüne, also Sauerstoff abscheidende Algen in den Tropfen, so sammeln sie sich gleichfalls um dieselben an und zwar im Miscrospectrum besonders da, wo die Maxima der Sauerstoffausscheidung liegen, d. h. zwischen den Spectrallinien B und C (im Roth) und bei F. (Fig. 14.) Bei Abschluss von Sauerstoff, wie er z. B. unter den gewöhnlichen Verhältnissen unter Deckglas hervorgerufen wird, geben sie ihre Bewegung auf.

---

[1]) Vergl. ADOLF MAYER, Die Lehre von den chemischen Fermenten oder Encymen, Heidelberg 1882, pag. 20: Ueber den Einfluss höherer Temperaturen auf die Encyme, und pag. 43, Resumé.

[2]) NÄGELI, Untersuchungen über niedere Pilze. — Derselbe, Theorie der Gährung. — NENCKI, Beiträge zur Biologie der Spaltpilze. Journ. f. pract. Chemie. Bd. 19 u. 20.

[3]) Zur Biologie der Schizomyceten. Untersuchungen aus dem physiologischen Laboratorium zu Utrecht 1881. Botanische Zeit. 1882. Derselbe, Ueber Sauerstoffausscheidung von Pflanzenzellen im Microspectrum. Ebenda 1882, pag. 191 ff.

Man kann daher die Schwärmzustände der Spaltpilze als ein empfindliches Reagens auf Sauerstoff benutzen.

Manche Spaltpilzformen (z. B. Spirillen) scheinen nach Engelmann's Untersuchungen nur eine gewisse Sauerstoffspannung zu ertragen, nämlich eine solche, welche geringer ist, als die des Sauerstoffs der atmosphärischen Luft. So lagern sich gewisse Spirillen unter Deckglas stets in einem gewissen Abstand vom Tropfenrande und ebenso in einem gewissen Abstand von Sauerstoff ausscheidenden grünen Zellen. Verringert man nun die Sauerstoffspannung (z. B. mittelst Durchleiten von Wasserstoff), so verringert sich der Abstand vom Tropfenrande; vergrössert man sie dagegen (mittelst Durchleiten von Sauerstoff), so vergrössert sich auch der Abstand der Spirillenzone vom Tropfenrande.

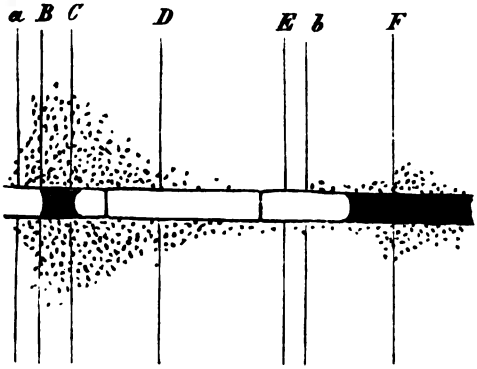


Fig. 14. (B. 301.)

Stück einer Cladophora mit schwärmenden Bacterien im Microspectrum von Sonnenlicht. Die Chlorophyllkörner, welche die Zellen sehr gleichmässig erfüllen, sind weggelassen, dagegen das Absorptionsband zwischen B und C und die zwischen b und F beginnende Absorption des violetten Endes angedeutet. 200 : 1. (Nach Engelmann.)

Manche Spaltpilze vermögen nach Nägeli ihrem Substrat Sauerstoff zu entziehen.1) Wenn man eine Nährflüssigkeit, in welcher gährtüchtige Spaltpilze leben, mit Lakmus färbt, so wird dieselbe entfärbt (gelblich) und zwar um so schneller, je mehr der Luftzutritt gehemmt ist. Dass dies auf Entziehung von Sauerstoff beruht, lässt sich damit beweisen, dass durch Schütteln mit Luft die ursprüngliche Färbung wieder hergestellt wird. Der Desoxydationsprozess verläuft nun aber nicht etwa in der Weise, dass die Zellen den Farbstoff aufnehmen, ihm in ihrem Innern den Sauerstoff entziehen und dann als entfärbte Verbindung wieder ausscheiden (denn der Farbstoff kann zwar durch die lebende Membran, nicht aber durch den lebenden Plasmaschlauch hindurchdringen), sondern die Lakmusmoleküle werden ausserhalb der Spaltpilzzelle (und in deren Membran) reducirt.

Auch aus dem Blut vermögen die Spaltpilze Sauerstoff zu entnehmen, aber nicht direkt aus den Blutzellen erhalten sie ihn, sondern nach Nägeli aus dem Blutplasma, aus welchem er durch Diffusion in die Spaltpilze hineingeht. (Erst wenn der Sauerstoff im Blutplasma sich verändert hat, tritt auch der Sauerstoff aus der lockeren Verbindung, in der er sich in den Blutkörperchen befindet, in die Flüssigkeit heraus.)

Die Formen des Essigpilzes *(Mycoderma aceti)* besitzen die Fähigkeit, Sauerstoff auf den Alkohol ihres Substrats zu übertragen (Oxydations-Gährung), während andere weingeistige Flüssigkeiten bewohnende Spaltpilze dies nicht vermögen.2) Während also die oben erwähnten Spaltpilze reducirend auf ihr Substrat wirken, übt der Essigpilz eine oxydirende Wirkung aus.

Dass erhöhte Zufuhr von Sauerstoff zu den Culturen unter Umständen die physiologischen Eigenschaften eines Spaltpilzes gänzlich verändern kann, lehren die Versuche Buchners mit dem Milzbrandpilz, der bei solcher grösseren Sauer-

---

1) Theorie der Gährung, pag. 40.

2) Nägeli, l. c. pag. 49.

stoffzufuhr (durch Schütteln im Schüttelapparate), wenn er gleichzeitig bei 36 gezüchtet wird, bezüglich seiner infectiösen Wirksamkeit in den successiven Generationen eine allmähliche Abnahme erfährt.

V. Verhalten zum Licht.

Die bisherige Annahme, dass gegenüber dem bedeutsamen Einfluss, den die Wärme auf das Wachsthum und die Zersetzungsprozesse der Spaltpilze ausübt, das Licht für diese Organismen, infolge des Chlorophyllmangels, völlig bedeutungslos sei, und nur gewisse Spaltpilzprodukte, soweit sie Pigmente darstellen, im Licht gewisse chemische und physikalische Veränderungeu erführen,[1]) ist neuerdings von ENGELMANN[2]) als unhaltbar erwiesen worden. Er führte nämlich den Nachweis, dass bei einem gewissen Spaltpilz die Schwärmbewegungen durchaus vom Licht abhängig sind und im Dunkeln wieder erlöschen. Der belebende Einfluss des Lichtes beruht dabei nicht, wie bei grünen Zellen, auf Sauerstoffentwicklung. Er äussert sich ferner nicht momentan, sondern erst nach einer gewissen Zeit (Photokinetische Induction), die um so kürzer ist, je intensiver das Licht einwirkt aber auch im günstigsten Falle immer noch Sekunden dauert. Ebenso zeigte sich eine Nachwirkung des Lichts, die darin sich äussert, dass die Spaltpilzzellen im Dunkeln erst nach einiger Zeit ihre Bewegungen einstellen. Bei lange andauernder Einwirkung sehr gleichmässigen starken Lichtes kommen die meisten Spaltpilzzellen zur Ruhe oder suchen weniger helle Orte auf. Plötzliche Helligkeitsschwankungen (plötzliche Verdunkelung) haben zur Folge, dass die Zellen fast im nämlichen Moment eine Strecke weit zurückschiessen (Schreckbewegung), stillstehen und dann erst wieder die gewöhnliche Bewegung aufnehmen. Im Sonnenspectrum ist die Ansammlung der Zellen am stärksten im Ultraroth (das sichtbare Roth wird gemieden), nicht ganz so intensiv im Gelb; im Grün ist die Ansammlung schwach und nimmt durch's Gelbgrün und Blau nach dem Violett hin immer mehr ab.[3]) — Ich selbst habe wiederholt bestimmt beobachtet, dass in meinen Culturen der *Beggiatoa roseo-persicina,* der Belag, den die Coccen- und Stäbchenmassen an der Wandung der Glasgefässe bildeten, sich an der dem Licht zugewandten Seite merklich stärker entwickelte, als an den übrigen Stellen.

VI. Verhalten gegen Electricität.[4])

Nachdem bereits SCHIEL die Frage nach dem Verhalten der Spaltpilze gegen den electrischen Strom angeregt hatte, und zu dem Ergebniss gekommen war, »dass ein schwacher Strom genügt, um die Entwicklung der Bacterien zu hemmen,« nahmen COHN und MENDELSOHN die Frage neuerdings wieder auf und erhielten bei ausgedehnteren Untersuchungen andere Resultate.

---

[1]) So z. B. der rothe Farbstoff des Wunderblutes *(Micrococcus prodigiosus),* der im Lichte Zersetzung erfährt.

[2]) *Bacterium photometricum.* Ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie des Licht- und Farbensinnes. Untersuchungen aus dem physiol. Laborat. zu Utrecht. 1882. pag. 252 ff.

[3]) In Ermangelung eines Microspectralobjectivs kann man sich von der verschiedenen Empfindlichkeit der Bacterien in verschiedenen Farben des Spectrums durch gefärbte Gläser oder Flüssigkeiten überzeugen.

[4]) Literatur: SCHIEL, Elektrotherapeutische Studien. Deutsches Archiv für klinische Medicin. 1875. Bd. 15. pag. 190—194. COHN u. MENDELSOHN, Ueber Einwirkung des elektrischen Stromes auf die Vermehrung von Bacterien. (Beitr. z. Biol. Bd. III. Heft I. pag. 141—162.)

Letztere betreffen erstens die Einwirkung des galvanischen Stromes auf die Vermehrung der Bacterien in mineralischer Nährlösung, und wurden in folgenden Sätzen mitgetheilt.

1. Ein Element lässt, je nach der Stromstärke gar keine oder nur eine retardirende Einwirkung erkennen.

2. Eine Batterie von 2 kräftigen Elementen sterilisirt innerhalb 12—24 Stunden am + Pol die Nährlösung vollständig, so dass sich in ihr weder die der Stromwirkung ausgesetzten, noch auch nachträglich zugefügte Bacterien vermehren.

3. Am — Pol wird die Nährflüssigkeit nicht vollständig sterilisirt, aber sie wird nur in beschränktem Maasse für Ernährung und Vermehrung der Bacterien geeignet; die Schwärmbewegungen derselben werden nicht aufgehoben.

4. Weder am + Pol noch am — Pol werden die Bacterien durch die Stromwirkung zweier Elemente getödtet, denn in frische Nährlösung übertragen, vermehren sie sich in derselben völlig normal.

5. Die für Bacterien sterilisirte Nährflüssigkeit am + Pol gestattet noch reichliche Vermehrung von Kahm- und Mycelpilzen.

6. Eine Batterie von 5 kräftigen Elementen tödtet die in der Nährflüssigkeit vertheilten Bacterien innerhalb 24 Stunden vollständig, ein Tropfen dieser Flüssigkeit in frische Nährlösung übertragen, ruft deshalb keine Trübung in dieser hervor.

7. Die Nährflüssigkeit wird durch einen solchen Strom an beiden Polen sterilisirt, aufs Neue zugesetzte Bacterien vermehren sich daher nicht in derselben.

8. Die Einwirkung des constanten Stromes auf die Bacterien lässt sich durch die electrolytische Zersetzung der Nährflüssigkeit ausreichend erklären, welche um so vollständiger ist, je kräftiger und je länger der Strom auf die Flüssigkeit eingewirkt hat.

9. Bei möglichst vollständiger Zersetzung wird die Flüssigkeit am + Pol stark sauer, am — Pol stark alkalisch, bei schwächeren Strömen an letzterem nur schwach sauer oder neutral. Die alkalische Reaktion verschwindet nach einiger Zeit, da sie von einer flüchtigen Base (Ammoniak) herrührt.

10. Am — Pol findet reichliche Gasentwicklung statt, am + Pol wird solche nur bei sehr kräftigen Strömen bemerklich.

11. Am — Pol wird phosphorsaure Ammoniak-Magnesia ausgeschieden; in Folge dessen enthält die Flüssigkeit nach längerer Einwirkung sehr kräftiger Ströme am — Pol keine Phosphorsäure, am + Pol kein Ammoniak in Lösung, besitzt also nicht mehr die zur Ernährung und Vermehrung von Bacterien unentbehrlichen Nährstoffe vollständig; ausserdem scheint die freie Säure am + Pol unmittelbar tödtlich auf die Bacterien einzuwirken.

12. Eine specifische physiologische Einwirkung des constanten galvanischen Stromes ist bei relativ schwächeren Strömen nicht vorhanden, bei stärkeren wenigstens nicht nachweisbar. Die physiologisch so wirksamen Inductionsströme lassen auf die Vermehrung der Bacterien in mineralischer Nährlösung keine Einwirkung erkennen.

Die übrigen Resultate betrafen die Einwirkung des constanten galvanischen Stromes auf die Entwicklung von *Micrococcus prodigiosus* an der Oberfläche gekochter Kartoffeln.

13. Die Wirkungen werden bedingt einerseits durch die Stärke des Stromes, andererseits durch die Leitungswiderstände in der Kartoffel, welche mit der Entfernung der Elektroden wachsen.

14. Die Flüssigkeiten in der Kartoffel vertheilen sich so, dass durch die

ganze Tiefe derselben die eine Hälfte am + Pol stark sauer, die andere Hälfte am — Pol stark alkalisch wird, letzteres durch fixes Alkali. Die beiden, gleich — oder ungleich grossen Hälften stossen in der Mittellinie der Kartoffel mit scharfer Grenzlinie aneinander, die Grenzlinie ist neutral.

15. Beide Hälften unterscheiden sich durch ihre Färbung, sowie dadurch, dass die saure Hälfte an Flüssigkeit verarmt, die alkalische gallertartig quillt, durchscheinend bräunlich und feucht erscheint.

16. Sowohl die +, als die — Electrode verhindern die Vermehrung des *Micrococcus prodigiosus* in ihrer Umgebung und zwar an beiden Seiten, jedoch die + in bei weitem stärkeren Maasse.

Bei schwächerer Stromwirkung erscheint daher zu beiden Seiten der + Electrode ein mehr oder minder breiter, scharf begrenzter, farbloser Streifen, während zu beiden Seiten der — Electrode die Entwicklung des *Micrococcus* nur in einer ganz schmalen Zone unterbleibt, die übrige Fläche der alkalischen Hälfte aber sich mit dem rothen Ueberzuge bedeckt.

17. Je kräftiger die Stromwirkung, desto breiter wird an beiden Elektroden die Zone, wo sich der *Micrococcus* nicht vermehren kann; bei sehr kräftigen Strömen entwickelt sich der *Micrococcus* gar nicht, die zugeführten Keime werden getödtet und beide Kartoffelhälften mit Ausnahme der neutralen Grenzlinie für *Micrococcus* sterilisirt.

18. Die Einwirkungen des galvanischen Stromes auf die Vermehrung des *Micrococcus prodigiosus* lassen sich auf die electrolytischen Wirkungen des Stromes zurückführen.

VII. Verhalten gegen chemische Stoffe.

1. Verhalten gegen Säuren und Alkalien.[1])

Die Vegetationszustände der Spaltpilze lassen im Allgemeinen eine grosse Empfindlichkeit gegen Säuren erkennen. Manche Spaltpilze (wie z. B. der Milzbrandpilz) sind gänzlich unfähig selbst in sehr schwach sauren Lösungen zu wachsen, andere (wie der Heupilz) ertragen wenigstens eine bestimmte schwache Säuerung ohne Behinderung ihrer Wachsthums- und Zersetzungsthätigkeit. Sobald aber dieser Säuregrad überschritten wird, erfolgt auch hier eine Sistirung der Vegetation und der Zersetzungswirkungen, ja zuletzt völlige Abtödtung. Am allerempfindlichsten zeigen sich die Vegetationszustände gegen mineralische Säuren (Schwefel-, Salz-, Salpetersäure) und gegen die sogenannten Pflanzensäuren (Wein-, Citronensäure etc.) etwas minder sensibel sind sie gegen die Pilzsäuren (Butter-, Essig-, Milchsäure), die sie bei ihrer Vegetation selbst produciren. Doch darf auch hier eine bestimmte Grenze in der Concentration nicht überschritten werden, und darum ist es nöthig, der Anhäufung von Säuren in den Culturen frühzeitig vorzubeugen durch Zusatz kohlensaurer Alkalien (kohlens. Natron, kohlens. Kali, basisch phosphors. Natron) oder kohlensaurer alkalischer Erden (kohlens. Kalk).

Die Thatsache, dass die Spaltpilze den Säuren gegenüber Abneigung zeigen, lässt sich praktisch verwerthen, wenn es darauf ankommt, jene Pilze von Culturen anderer (z. B. der Hefe, der Schimmelpilze etc.) auszuschliessen (man braucht in diesem Falle nur eine natürlichsaure oder eine angesäuerte Nährlösung zu verwenden, um des Ausschlusses der Spaltpilze ganz sicher zu sein);[1] sie lässt sich ferner verwerthen für die Bekämpfung von Spaltpilzen, welche im menschlichen und thierischen Körper Gährwirkungen oder pathogene Wirkungen ausüben und endlich für die Conservirung gewisser Speisen und Getränke.

---

[1]) Literatur: Brefeld, Ueber Bacillus subtilis; Schimmelpilze, Heft IV. Nägeli, Niedere Pilze; Theorie der Gährung; Untersuchungen über niedere Pilze; an verschiedenen Orten. Buchner, ebenda, Erzeugung des Milzbrandcontagiums aus den Heupilzen.

Auf der Abneigung gegen Säuren beruht auch die geringe Vermehrung der mit saurer Milch, Käse, sauren Gurken, Sauerkraut etc. oft massenhaft in den Körper eingeführten Spaltpilze im Magen, dessen Flüssigkeit bekanntlich $\frac{1}{2}\%$ Salzsäure enthält.

Bei weitem widerstandsfähiger gegenüber den Säuren erweisen sich die fructificativen Organe. Selbst ziemlich starke Concentrationsgrade üben auf die Sporen keinen schädigenden Einfluss aus, während doch Sporen höherer Pilze, z. B. der Schimmelpilze, unter solchen Umständen baldige Abtödtung erfahren.

Gegen Alkalien zeigen sich die Spaltpilze minder empfindlich, ja Alkalinität des Substrats begünstigt in vielen Fällen ihre Entwickelung, und manche Spaltpilze, wie nach Buchner der Heupilz, können eine stark alkalische Reaction der Nährlösung noch ohne Behinderung des Wachsthums ertragen.

2. Verhalten gegen andere giftig wirkende Stoffe.

Die Frage, welche von den Stoffen, die auf den Thier- und Pflanzenkörper schädlich wirken, auch auf die Spaltpilze schädliche Wirkungen ausüben, ist insofern eine sehr wichtige, als es darauf ankommt die schädlichen Spaltpilze an ihren Brutstätten zu vernichten (Desinfection). Doch sind unsere Kenntnisse in dieser Beziehung noch mangelhaft.

Auffallend ist die Widerstandsfähigkeit der Sporen gegen starke Gifte, namentlich der Heupilzsporen. Sie werden nach Brefeld durch ziemlich starke Lösungen von schwefelsaurem Kupfer, welche man so erfolgreich gegen die Sporen der Brandpilze des Getreides anwendet, so wie von concentrirten Lösungen von Sublimat u. s. w. wenig angegriffen, dass sie nach Abtrennung dieser Gifte noch vollkommen keimfähig erscheinen. Nur wenn diese Gifte mit Siedehitze vereint zur Anwendung gelangen, erfahren die Sporen Abtödtung.

Wie bei den eigentlichen Pilzen und den höheren Pflanzen wirkt auch bei den Spaltpilzen eine über das Nährmaass hinausgehende Concentration der Nährstoffe als Gift. Da die Schimmelpilze eine viel höhere Concentration der Nährstofflösungen vertragen, als die Spaltpilze, so lässt sich auf diesem Wege gleichfalls eine Abhaltung der Spaltpilze von Schimmelculturen erreichen. Um Concentration der Spaltpilz-Nährlösungen durch Verdunstung zu verhüten, sind die Culturgefässe bedeckt zu halten.

Abschnitt III.

Methoden der Untersuchung.

I. Fragestellung.

Bei jeder genaueren Untersuchung irgend eines Spaltpilzes kommen etwa folgende morphologische und physiologische Fragen in Betracht.

1. In welchen Nährlösungen gedeiht der Pilz? (Welche sind für seine Ernährung am geeignetsten, welche am wenigsten geeignet. Gedeiht er in sauren Lösungen? etc.).

---

[1] Vergleiche: Brefeld, Untersuchungen über Spaltpilze, in Sitz. d. Ges. nat. Fr. zu Berlin 1878. — Derselbe, Methoden zur Untersuchung d. Pilze (Schimmelpilze. Heft IV).

2. Welche Entwicklungsstadien durchläuft er in den verschiedenen Nährlösungen? Unter welchen Ernährungsbedingungen kommt die eine Entwicklungsform zur Ausbildung, unter welchen die andere? Bildet er Zoogloeen? Bildet er Sporen? In welchen Formen entstehen sie, in Stäbchen oder in Coccen oder beiden zugleich. Unter welchen Nährbedingungen werden sie gebildet. Welches ist der Modus der Auskeimung? Besitzt er Schwärmzustände; unter welchen Ernährungsbedingungen treten sie auf, welchen Formen gehören die Schwärmer an. Besitzt der Pilz abnorme Entwicklungsformen, und unter welchen Nährbedingungen?
3. Ruft er Gährung hervor oder nicht, bewirkt er Fäulniss?
4. Welches sind die Zersetzungsprodukte, die er in den verschiedenen Nährsubstraten bildet? Welche flüchtigen Stoffe werden bei der Zersetzung frei?
5. Wird ein Ferment von den Zellen ausgeschieden? Wie wirkt dasselbe auf geronnenes Eiweiss, Cellulose, Stärke, Rohrzucker?
6. Wie verhält sich der Pilz zum Sauerstoff der Luft?
7. Wie verhält er sich in den verschiedenen Nährsubstraten zur Temperatur? Bei welchem Wärmegrade gedeiht er in dieser oder jener Lösung am besten? Bei welcher Temperatur bildet er Sporen? Hat die Temperatur Einfluss auf die Keimung? Bei welcher Temperatur (nach oben oder nach unten hin) hört sein Wachsthum, seine Gährthätigkeit, Schwärmfähigkeit, Sporenbildung etc. auf?
8. Wie verhält er sich gegen Gifte?
9. Wie verhält er sich gegen Licht und Elektricität?[1]

Zur Lösung dieser Fragen wird die Anwendung besonderer Methoden nöthig, welche sich aus den in den früheren Kapiteln dargelegten morphologischen, physiologischen und biologischen Eigenschaften der Spaltpilze ergeben.

Wir haben gesehen, dass sich Keime von allen möglichen Spaltpilzen, sei es im vegetativen, sei es im Sporenzustande überall in der Luft befinden, dass sie namentlich allen festen Gegenständen anhaften und aus der Luft in Flüssigkeiten hineinfallen. Es müssen daher die Cultur-Gefässe und Nährlösungen zunächst von allen Spaltpilzkeimen sicher befreit (sterilisirt) werden. Es muss ferner der zu cultivirende Spaltpilz von anderen Spaltpilzen desselben Substrats sicher abgetrennt werden, sodass man vollkommen reines Aussaatmaterial erhält.

II. Methode der Sterilisirung der Züchtungsgefässe, der Nährlösung und der bei der Aussaat zu verwendenden Utensilien.

Zu Züchtungsgefässen eignen sich mit nicht zu weiter Mündung versehene Glasgefässe: Kolben, Probirröhrchen, kleine Erlenmeyer'sche Fläschchen, nach Buchner auch die sogen. Saftfläschchen.[2] Man beschickt diese Gefässe mit der Nährlösung, verschliesst sie mit einem Wattepfropf und überbindet denselben noch mit doppeltem Fliesspapier oder einem Stück Leinwand. Sodann erhitzt man das Ganze zur Befreiung von allen Pilzkeimen 1 Stunde auf 120° C.[1]) Die Utensilien, welche man zum Einbringen der Aussaat verwendet, werden am Besten durch Glühen sterilisirt. Das Einbringen muss schnell geschehen, damit nicht während desselben Keime aus der Luft in die Nährlösung gerathen.

---

[1] Vergl. auch Buchner in Nägeli's Untersuchungen über niedere Pilze. pag. 265.

[2] Diese haben im erweitertem Theile 5 Centim. im Durchmesser. Sie sind aus dickem, schwer schmelzbarem Glase gefertigt und können so das oftmalige Erhitzen zum Zweck der Sterilisirung ohne Schaden ertragen.

III. Methoden zur Gewinnung reinen Aussaatmaterials.

1. Klebs' Methode der fractionirten Cultur.[2])

Sie beruht auf der Einsicht, dass von zwei oder mehreren Spaltpilzen, die sich in einer Nährlösung befinden, schliesslich gewöhnlich einer den oder die anderen überwuchert oder gar vollständig aus der Cultur verdrängt, und besteht darin, dass man einen kleinen Theil *(fractio)* einer spaltpilzhaltigen Flüssigkeit überträgt in pilzfreie Nährlösung (A), von der geernteten Spaltpilzmasse wieder einen kleinen Theil in neue Nährlösung(B) bringt, u. s. f. Man erhält so in den meisten Fällen schliesslich einen oder den anderen der in der Ursprungsflüssigkeit enthaltenen Spaltpilze in vollkommener Reinheit, oft schon in der Cultur A, oft erst in B, oder C, D, E, F u. s. w.

Daher ist diese fractionirte Cultur überall zu empfehlen, wo es nicht darauf ankommt, einen ganz bestimmten Spaltpilz, sondern einen beliebigen aus der Urflüssigkeit zu isoliren.

2. Nägeli's Verdünnungsmethode.[3])

Wenn man aus einem, zwei oder mehrere Spaltpitze enthaltenden Substrat eine ganz bestimmte Art rein erhalten will, so kann man mit Vortheil diese zweite, neuerdings auch von Buchner angewandte Methode in Anwendung bringen.

Sie setzt allerdings voraus, dass die rein zu züchtende Art oder Form in überwiegender Menge vorhanden ist, und besteht darin, dass man die spaltpilzhaltige Flüssigkeit soweit verdünnt, dass auf je ein Tropfen etwa eine einzige der gewünschten Formen (Stäbchen, Coccen, Schrauben etc.) kommt. Bringt man nun in eine grössere Anzahl mit Nährlösung beschickter Gefässe je einen Tropfen, so kann man fast immer sicher sein, dass man in einigen der Gefässe die eine gewünschte Form erhält.

Beispiel nach Nägeli: Aus faulem Harn, in welchem sich ausser Coccen noch Stäbchen befanden, sollten erstere rein erhalten werden. Ein Tropfen, welcher etwa 0,03 ccm fasste und nach Schätzung etwa 500,000 Pilze enthielt, wurde in 30 ccm pilzfreies Wasser gegeben. Aus dieser tausendfach verdünnten Flüssigkeit wurde, nachdem sie durch Schütteln wohlgemischt war, abermals ein Tropfen in 30 ccm Wasser eingetragen, und somit eine millionenfache Verdünnung hergestellt, in welcher je der 2. Tropfen (von 0,03 ccm durchschnittlich einen Pilz enthalten musste. Von 10 pilzfreien Gläsern, von denen jedes mit einem Tropfen inficirt wurde, blieben 4 ohne Vegetation, in 1 bildeten sich Stäbchen, und in 5 die gewünschten Coccen.

Will man von Spaltpilzen reines Aussaatmaterial gewinnen, die in thierischen oder pflanzlichen Organen vegetiren, so zerreibt man dieselben (z. B. durch den

---

[1]) Die Anwärmungszeit nicht angerechnet. Die Erhitzung geschieht im Dampfkessel. Für viele Culturen genügt es übrigens, die Glasgefässe bei 120° 1 Stunde im Trockenapparat oder auf dem Salzbade zu halten und dann die durch längere Zeit gekochte Nährlösung einzugiessen.

[2]) Klebs, Archiv f. experimentelle Pathologie. Bd. I., pag. 46.

[3]) Nägeli, Untersuchungen über niedere Pilze, Ernährung der niederen Pilze durch Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen, pag. 13. — Buchner ebenda; Ueber die experimentelle Erzeugung des Milzbrandcontagiums, pag. 144.

Buttersäurepilz faule Kartoffeln, Milzbrand-haltige Milz) in Wasser und verdünnt das Gemisch entsprechend, um in je 1 Tropfen etwa 1 Keim zu haben.

3. BREEELD's Methode der Gelatinecultur.[1])

Sie besteht darin, dass man je einen Tropfen Nährgelatine (d. i. Gelatine mit einer passenden Nährlösung gemischt) auf eine Anzahl ausgeglühter Objektträger bringt, sodann mittelst einer Nadel (z. B. einer Staarnadel) deren Spitze man vorher in spaltpilzhaltige Flüssigkeit getaucht hat, die Gelatine an einer Stelle ritzt und endlich das Präparat unter der Culturglocke sich selbst überlässt. War die Nadel mit einer hinreichend geringen Menge von Spaltpilzflüssigkeit benetzt, so kommt in jedem Impfstrich etwa eine Zelle zur Aussaat, die sich fortgesetzt vermehrend reines Aussaatmaterial für andere Culturen (Massenculturen) giebt.

Zur Erforschung gewisser entwicklungsgeschichtlicher Momente sind die neuerdings auch von KOCH[2]) angewandten Gelatineculturen gleichfalls in vielen Fällen von Werth, zumal sie bis zu einem gewissen Grade die direkte Beobachtung der Entwicklung gestatten. Statt der Gelatine mit Nährlösung lässt sich in manchen Fällen (für Pilze z. B., die im thierischen Körper gedeihen) ein anderes erhärtendes durchsichtiges Substrat verwenden, nämlich das von KOCH[3]) zuerst angewandte Serum von Rinder- oder Schafblut. Nachdem es möglichst rein gewonnen ist, füllt man es in Reagensgläschen, die, mit Wattepfropf verschlossen, etwa 6 Tage hindurch täglich 1 Stunde auf 58° C. erwärmt werden zum Zweck der Sterilisirung; dann folgt noch eine mehrstündige Erwärmung auf 65° C., die so lange dauert, bis es eben erstarrt ist. Es erscheint nunmehr als eine bernsteingelbe, vollkommen durchscheinende oder nur schwach opalescirende Masse.[4]) Dieses Substrat hat vor der Gelatine den Vorzug, dass es bei Brüttemperatur gehalten werden kann.[5]) Man impft es mit einer geringen Pilzmenge in gewöhnlicher Weise. Für direkte mikroskopische Beobachtung eignen sich am besten in flachen Glasschälchen oder hohl geschliffenen Glasklötzchen angestellte Culturen.

Ob man eine reine Spaltpilzcultur erzielt hat, lässt sich in den allermeisten Fällen schon makroskopisch feststellen. Die gewonnene Spaltpilzmasse, wenn sie rein ist, zeigt in ihrer ganzen Ausdehnung volle Gleichmässigkeit: gleichmässige Trübung der Flüssigkeit oder gleichmässige Deckenbildung an derOberfläche, gleichmässige Wolkenbildung am Boden des Gefässes, gleichmässige Färbung bei Pigmente bildenden Spaltpilzen, gleichmässige Gallertmassenbildung u. s. w. Für eine Cultur, in der stürmische Gährung oder intensive Fäulniss vor sich geht, darf man gleichfalls bestimmt hoffen, vollkommen reines Material zu erhalten. In Fällen, wo man die Reinheit nach den genannten und ähnlichen Merkmalen nicht sicher beurtheilen kann, ist das Mikroscop zur Controle zu verwenden.

---

[1]) BREFELD, Methoden zur Untersuchung der Pilze. Abhandlung der med. phys. Gesellsch. Würzburg 1874. Derselbe, Methoden zur Untersuchung der Pilze. Landwirth. Jahrbücher IV. Heft I. — Derselbe, Culturmethoden zur Untersuchung der Pilze; Schimmelpilze Heft IV. pag. 15.

[2]) KOCH, Zur Untersuchung von pathogenen Organismen. Mittheil. aus dem kaiserl. Gesundheitsamte 1881, pag. 18. Reincultur.

[3]) Die Aetiologie der Tuberculose. Berliner klinische Wochenschrift. April 1882.

[4]) Geht die Erhitzung über 75° C. hinaus oder dauert sie zu lange, so wird das Serum undurchsichtig.

[5]) Statt Blutserum lässt sich nach KOCH auch Agar-Agar verwenden.

IV. Methoden der Präparation und der directen mikroskopischen Beobachtung.

Hat man durch die Züchtung reines Material erhalten, so kommt es darauf an, dasselbe mikroscopisch zu untersuchen. Solchen Untersuchungen stellen sich nur bei einigen höchst entwickelten grossen Spaltpilzen (z. B. *Crenothrix)* meist keine besonderen Schwierigkeiten entgegen; bei den minder hoch entwickelten sind sie jedoch oft ziemlich erheblich. Sie liegen nicht sowohl in der geringen Grösse der Formen, als auch ganz besonders in der Zartheit und dem schwachen Lichtbrechungsvermögen aller Zustände, in der damit verbundenen Undeutlichkeit der Zell-Contouren und der Structur der Fäden und endlich in der Beweglichkeit (Molecularbewegung, Gleitbewegung, Schwärmbewegung) der verschiedenen Stadien. Zur theilweisen Beseitigung dieser Hindernisse bedient man sich mit Erfolg zweier Methoden die man als Abtödtungs- oder Fixirungs-Methode und als Färbungs-Methode unterscheiden kann, und bald für sich, bald combinirt zur Anwendung bringt.)

Die Abtödtungs-Methode verfolgt als vorzugsweisen Zweck die Aufhebung der Beweglichkeit der Zustände. Sie kann in zweifacher Form zur Verwendung gelangen: als Eintrocknungs-Methode und als Abtödtung durch Reagentien.

Die von Koch[1]) eingeführte Eintrocknungs-Methode besteht darin, dass man etwas Spaltpilzmasse in einem Tropfen auf das Deckglas bringt, den Tropfen zu einer möglichst dünnen Schicht ausbreitet und dann mehr oder minder austrocknen lässt.

Man erreicht hierbei ausser der Fixirung zugleich eine Lagerung der Elemente in derselben Ebene.

Die Abtödtung auf chemischem Wege kann man bewerkstelligen mit 1§ Ueberosmiumsäure, mit Pikrinschwefelsäure, sowie mit andern verdünnten Säuren (Salzsäure, Salpetersäure etc.) mit Jod, mit wässrigen oder alkoholischen Lösungen von Anilin-Farben (Fuchsin, Methylviolett etc.), mit Alkohol, erhitztem Glycerin u. s. w. (Nur wird bei dieser Methode die Molecularbewegung nicht aufgehoben.)

Durch das Eintrocknen wird die Form und Grösse mancher Spaltpilzformen nur wenig verändert, weil dieselben stets von einer zarten Gallerthülle umkleidet erscheinen. Ueberdies ruft Aufweichen mit Wasser oder verdünntem essigsaurem Kali in vielen Fällen annähernd die ursprüngliche Gestalt hervor. (Ausgenommen die Schraubenformen.) Um zu verhüten, dass die gegenseitige Lagerung der Spaltpilzelemente (z. B. in Zoogloeen) eine Veränderung erleidet und sich Schraubenformen modificiren, trocknet man entweder nicht zu stark ein, oder man wählt die Abtödtung auf chemischem Wege.

Die Färbungs-Methode, von Weigert[2]) eingeführt und von Koch und Ehrlich noch verbessert, hat insbesondere den Zweck die Membranen und Querwände, die sonst zu zart erscheinen, deutlicher zu machen und damit zugleich die Structur (Gliederung in Stäbchen resp. Coccen) hervortreten zu lassen.

Als Färbungsmittel verwendet man fast durchweg Anilinfarben (Fuchsin

---

[1]) Vergl. Koch, Verfahren zur Untersuchung, zum Photographiren und Conserviren der Bacterien. Beiträge z. Biol. Bd. II.

[2]) Zur Technik der mikroscopischen Bacterien-Untersuchungen. Virch. Arch. Bd. 84. Heft II.

Methylviolett, Anilinbraun, Magdala, Vesuvin etc. insbesondere die ersten beiden Farben) aber auch Jod und Pikrinschwefelsäure.

Die Anilinfarben werden bald in wässriger, bald in alkoholischer Lösung gebraucht.

Man tingirt die Objecte entweder im lebenden Zustande, oder in der flachen Trockenschicht des Deckglases nach vorhergegangener Aufweichung. Stark verdünnte Anilinfarbenlösungen, unter Umständen mehreremale hinter einander angewandt, wirken am Besten).[1]

Zur Färbung der Gallerthülle der Spaltpilze, auf die Anilinfarben nicht tingirend wirken, kommt eine concentrirte wässrige Lösung von Campecheholzextrakt zur Verwendung.

Zum Zweck der Conservirung legt man mit Fuchsin oder Methylviolet gefärbte Präparate am Besten in concentrirtes essigsaures Kali oder in Canadabalsam (nicht in Glycerin, weil dieses den Farbstoff auszieht), mit Anilinbraun gefärbte in Glycerin, und stellt den Verschluss in der gewöhnlichen Weise her.[2]

Ein wichtiges Mittel zum Studium mancher Einzelheiten ist die Mikro-Photographie.[3] Sie leistet namentlich für den Nachweis von Geisseln und wo es auf absolut genaue Lagerungsverhältnisse der Zellchen, feine Gliederung, absolut genaue Wiedergabe der Form und Dimensionen der Zellen, Vertheilung der Spaltpilze in thierischen Geweben etc. ankommt, mitunter gute Dienste, hat aber im Allgemeinen einen beschränkten Anwendungskreis, weil bekanntlich die zu photographirenden Theile alle genau in derselben Ebene liegen müssen, was meistens gar nicht zu erreichen ist und weil die Objecte vorher abgetödtet werden müssen, wodurch ihre feinere Structur mehr oder minder verändert wird. Eine mit Verständniss und Geschick ausgeführte Zeichnung wird der Photographie immer vorzuziehen sein, da sie mit Genauigkeit auch Vollständigkeit verbinden kann.

Zur continuirlichen Beobachtung der Entwickelung verschiedener Spaltpilzzustände: der Sporenkeimung, Theilung der vegetativen Zellen, Entwickelung derselben zu Fäden, Sporenbildung u. s. w. hat man mancherlei einfachere oder complicirtere Apparate empfohlen, die für manche Fälle sehr passend, für andere wieder unbrauchbar sind. So empfiehlt BREFELD[4] die sogenannte GEISSLER'sche feuchte Kammer, ein Glasgefäss mit sehr dünnen, die Annäherung stärkster Systeme gestattenden planen Wänden, das nach beiden Seiten hin in Röhren ausgezogen ist.[5] Man saugt die Sporen oder Stäbchen etc. enthaltende Nährflüssigkeit in den erweiterten Raum, überspült die planen Wände und lässt dann die Flüssigkeit ablaufen. Jene Wände werden in Folge dieser Manipulation mit einer Schicht von Nährlösung überzogen, die so dünn ist, dass die mit eingesogenen Spaltpilzstände ohne ihre Lage zu verrücken der Wandung angeschmiegt bleiben und ngere Zeit continuirlich beobachtet werden können. Mit Hülfe dieser Kammer aben Brefeld und ich z. B. die Sporenkeimung und die Entwickelung der eimstäbchen zu leptothrixartigen Fäden beobachtet (wie sie von uns auf Taf. I s 4. Heftes der Schimmelpilze abgebildet sind), und der Apparat würde sich ch für Beobachtung an gewissen anderen Spaltpilzen eignen, allerdings nur für lche, die zu ihrer Entwickelung des Luftzutritts bedürfen. Für Spaltpilze, die uftabschluss ertragen oder nöthig haben, genügt es dieselben im Nährtropfen nter dem dem Objectträger dicht aufliegenden, an den Rändern mit Wachs verchlossenen Deckglasse zu beobachten.[1] Zur Beobachtung der Entwickelung bei erschiedenen Temperaturen bedient man sich des Schultze'schen oder des tricker'schen heizbaren Objecttisches.[2] An grösseren Zoogloeen lässt sich die Entwickelung der Einschüsse, vorausgesetzt, dass diese bei Luftzutritt vor sich geht, m hängenden Nährtropfen verfolgen. Für manche Spaltpilze eignet sich zur direkten Beobachtung auch die Brefeld-Koch'sche Gelatinecultur auf dem Objectträger.

---

[1] Um Spaltpilze in thierischen Geweben nachzuweisen, härtet man zunächst das Material in Alcohol und färbt dann die mit dem Rasirmesser oder besser noch mit dem Microtom hergestellten Schnitte nach der eben besprochenen Weise. Genaueres über dieses Verfahren und über die Aufbewahrung der Schnitte findet man bei KOCH: Untersuchungen über die Aetiologie der Wundinfectionskrankheiten, Leipzig 1878, wo auch auf den Nutzen des ABBE'schen Beleuchtungsapparates für die Auffindung der Spaltpilzformen hingewiesen wird.

[2] Näheres bei KOCH, l. c.

[3] Neuerdings von KOCH, DALLINGER und DRYSDAL u. A. angewandt.

[4] Schimmelpilze. Heft IV. Methoden zur Cultur der Pilze.

[5] Wird nach Angabe von RECKLINGHAUSEN u. KLEBS (Archiv f. exp. Pathol. Bd. I. 1873. pag. 43) vom Glaskünstler GEISSLER in Berlin angefertigt.

Ueber die Methoden zum Nachweis von Spaltpilzen in der Luft s. Cohn, Beitr. z. Biol. Bd. III. Heft I.: Untersuchungen über die in der Luft suspendirten Bacterien. Vergl. ferner: Pasteur, Mém. sur les corpuscules organisés, qui existent dans l'atmosphère. Journ. de Chim et de Phys. 1862. sér. III. tom. 64. — Cunningham-Douglas, Microscopic examination of air. Calcutta. — Cohn, Unsichtbare Feinde in der Luft. Versammlung deutscher Naturforscher u. Aerzte zu Breslau 1874. — Miquel, Les poussières organisées tenues en suspension dans l'atmosphère. Compt. rend. 1878. tom. 86. pag. 1552. — Nägeli, Die niederen Pilze in ihren Beziehungen zu den Infectionskrankheiten.

Abschnitt IV.

Entwickelungsgeschichte und Systematik.

Eine Systematik im Sinne der anderen Pflanzengruppen ist für die Spaltpilze zur Zeit insofern nicht möglich, als es an einer entwickelungsgeschichtlichen Durcharbeitung des Gebietes noch gänzlich fehlt. Das bisher existirende System (das Ehrenberg-Cohn'sche)[3] konnte und wollte nur als eine willkürliche, lose Aneinanderreihung unvollständig bekannter Spaltpilze, also blosser Entwicklungszustände gelten. Es ist jetzt ein überwundener Standpunkt, denn die in neuerer Zeit entwickelungsgeschichtlich genauer untersuchten Spaltpilze lassen sich unter den Cohn'schen Gattungen: *Micrococcus, Bacterium, Bacillus, Spirillum, Spirochaete, Vibrio, Leptothrix* etc. nicht unterbringen, insofern jeder von ihnen alle oder wenigstens einige der den Cohn'schen Gattungsbegriffen entsprechenden Formen aufweist.

Da nun aber, namentlich für Diejenigen, welche sich eine Formenkenntniss der Spaltpilze erst erwerben wollen, eine Gruppirung des vorhandenen Materials zur leichteren Orientirung wünschenswerth oder gar nöthig erscheint, so möge hier eine der neueren Morphologie sich anschliessende Gruppirung versucht werden, die nach den obigen Bemerkungen selbstverständlich gleichfalls einen nur provisorischen Charakter beanspruchen kann.

---

[1] Vergl. über die feuchten Kammern auch Gscheidlen, Physiologische Methodik, pag. 246.

[2] Vergl. Gscheidlen, l. c. pag. 249: Von den heizbaren Objecttischen.

[3] Beiträge zur Biologie. Bd. I. Heft II. pag. 127 ff.: Untersuchungen über Bacterien.

Es kann nach den neuesten Untersuchungen an Spaltalgen und Spaltpilzen keinem Zweifel unterliegen, dass zwischen gewissen Repräsentanten beider Gruppen eine vollständige morphologische Homologie besteht. Diese Homologie könnte leicht darauf führen, schon jetzt die Spaltpilze als chlorophylllose Formen in das System der Spaltalgen einzureihen, wie es früher bereits von Cohn, Kirchner1) und van Tieghem2) auf Grund einer viel geringeren Kenntniss der morphologischen Verwandtschaft geschehen ist. Allein so unabweislich auch eine solche Vereinigung erscheinen mag, so würde sie doch vorläufig verfrüht sein, da, wie die neueren Untersuchungen3) lehren, unsere Kenntniss von der Entwickelung der Spaltalgen noch mangelhaft ist und, im Zusammenhang hiermit, das bisherige Spaltalgensystem wahrscheinlich bei der Durcharbeitung seiner Repräsentanten nach den neueren Gesichtspunkten noch hier und da mehr oder minder erhebliche Modificationen erleiden dürfte.

Ich trenne im Folgenden die ungenauer bekannten Spaltpilze von den genauer untersuchten vollständig ab und bringe die letzteren in vier Gruppen:

1. Coccaceen. Sie besitzten nur die Coccen- und die durch Aneinanderreihung von Coccen entstehende Fadenform.
   Genus: *Leuconostoc.*
2. Bacteriaceen. Sie weisen 4 Entwickelungsformen auf: Coccen, Kurzstäbchen (Bacterien), Langstäbchen (Bacillen) und Fäden (Leptothrixform). Letztere besitzen keinen Gegensatz von Basis u. Spitze. Typische Schraubenformen fehlen.
   Genera: *Bacterium, Clostridium.*
3. Leptothricheen. Sie besitzen Coccen-, Stäbchen-, Fadenformen (welche einen Gegensatz von Basis und Spitze zeigen) und Schraubenformen.
   Genera: *Leptothrix, Beggiatoa, Crenothrix, Phragmidiothrix.*
4. Cladothricheen. Sie zeigen Coccen-, Stäbchen-, Faden- und Schraubenformen. Die Fadenform ist mit Pseudoverzweigungen versehen.
   Genus: *Cladothrix.*

I. Coccaceen.

Genus I. Leuconostoc. V. T.

Leuconostoc mesenterioïdes (Cienk.) — Froschlaichpilz — Pilz der Dextrangährung.4)

Seine Entwickelung findet sowohl auf festen, als in flüssigen Nährsubstraten statt. Unter ersteren sind zu erwähnen rohe und gekochte Mohrrüben und

---

1) Kryptogamenflora von Schlesien, Algen.

2) Sur la gomme de sucrerie (Ann. sc. nat. sér. 6 t. 7. pag. 199).

3) Zopf, Zur Morphologie der Spaltpflanzen. Leipzig 1882.

4) Literatur: Cienkowski, Ueber die Gallertbildungen des Zuckerrübensaftes. Deutsches Resumé. — van Tieghem, Sur la gomme de sucrerie. Ann. des sc. nat. 6. série. tom. 7. pag. 180. — Scheibler, Ueber die Natur der »Froschlaich« genannten Ablagerungen, ausgeschieden unter der Form von Gallert aus dem Safte der Rüben. (Vereinszeitschrift für Rübenzuckerindustrie. 1874.) — Jubert, Sur les gommes de sucrerie (Journ. de fabricants de sucre. 1874.) — Borscow, Zur Frage über den gallertartigen Niederschlag der Rübenzuckerlösungen. (Just's. Jahresbericht 1876. pag. 788.) — Durin, Sur la transformation du sucre cristallisable en produits

Zuckerrübenscheiben, an deren Oberfläche der Pilz Gallertkuchen erzeugt, die mehrere Centimeter im Durchmesser und mehrere Millimeter Dicke erreichen können, dabei eine unregelmässig warzig configurirte Oberfläche und knorpelige Consistenz aufweisen.[1]) Von flüssigen Substraten, in denen der Organismus spontan auftritt, sind ausser den Infusionen, die mit Zuckerrüben und Mohrrüben angestellt werden, vor allen Dingen zu nennen der Rübensaft und die Melasse der Zuckerfabriken. Hier bildet er viel grössere, nicht kuchenförmige, sondern sich allseitig entwickelnde Gallertklumpen von froschlaichartigem Ansehen, die nicht selten grössere Bottiche gänzlich auszufüllen vermögen und den Zuckertechnikern als »Froschlaich« bekannt sind.

Aber auch in künstlichen Zuckerlösungen entwickelt er sich, in Traubenzucker- sowohl als in Rohrzuckerlösungen, wenn man ihm Stickstoff in Form von salpetersauren Alkalien und die mineralischen Elemente in Form von Phosphaten darbietet (und, wenn die Cultur längere Zeit erhalten werden soll, dem Nährmedium zur Neutralisirung der durch die Vegetation hervorgerufenen Säure etwas kohlensauren Kalk zusetzt). Traubenzucker dient der Pflanze direkt zur Nahrung. Rohrzucker dagegen nicht. Allein der Spaltpilz besitzt nach van Tieghem die Fähigkeit, sich auch den Rohrzucker mundgerecht zu machen, indem er ihn durch ein Ferment zu Traubenzucker umwandelt (invertirt), ein Prozess, der sich mit rapider Schnelligkeit vollzieht, wenn die Pflanze in grösserer Menge ausgesäet wurde.

Die Entwickelung des Pilzes geht unter Umständen äusserst schnell vor sich. So beobachtete Durin, dass in einem Holzbottich, in dem Rübensaft gewesen, und an dessen Wänden trotz des Auswaschens eine dünne Lage von Spaltpilzschleim zurückgeblieben war, eine ohngefähr 50 Hectoliter betragende neutrale Lösung von Melasse mit 10% Zucker innerhalb 12 Stunden nach der Einbringung sich ihrer ganzen Ausdehnung nach in eine compacte Gallertmasse umgewandelt hatte, welche aus den Schleimklümpchen des Pilzes zusammengesetzt war.

Die Zuckermengen, die bei solch üppiger Vegetation von dem Pilz verbraucht werden, sind beträchtlich. Nach van Tieghem's Angaben werden bei Bildung von 40—45 Pfund Spaltpilzmasse 100 Pfund Zucker verbraucht. Die Zuckertechniker haben also allen Grund, den Froschlaichpilz zu fürchten.

Die von Cienkowski verfolgte und von van Tieghem vervollständigte Entwickelungsgeschichte stellt sich, wenn wir die Spore zum Ausgangspunkt nehmen folgendermaassen dar: Die winzige, 1,8—2 μ im Durchmesser haltende Spore zeigt Kugel oder Ellipsoidform, eine derbe Membran und glänzenden Inhalt (Fig. 15, 1.). Bei der Keimung soll nach van Tieghem die äussere Membranschicht unregelmässig aufreissen und eine Mittellamelle zu einer dicken Gallerthülle aufquellen, während die Innenlamelle dem Plasma anliegend bleibt. Die Sporenkeimung führt also zur Bildung einer gallertumhüllten Coccenzelle (Fig. 15, 2). Letztere verlängert sich alsdann zur kurzen Stäbchenform, ihre Gallerthülle zum Ellipsoïd, und hierauf tritt eine Theilung des Stäbchens in 2 Coccen ein (Fig. 15, 3), die sich dann ihrerseits verlängern und theilen. (Fig. 15, 4.) Durch Fortsetzung dieses Prozesses kommt eine Coccenkette zu Stande mit cylindrischer

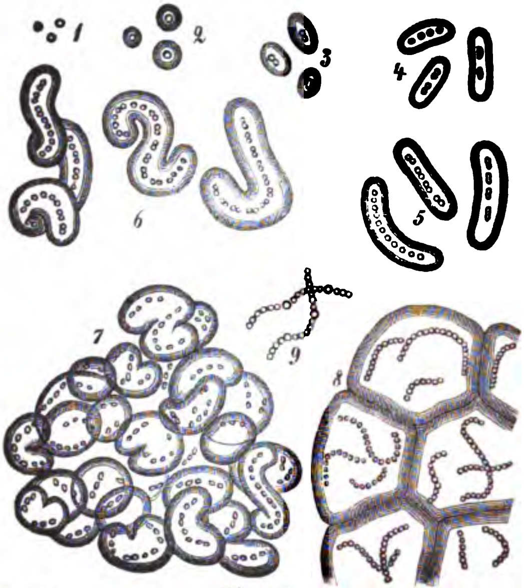
---

cellulosiques et sur le rôle probable du sucre dans la végétation. (Ann. des sc. 6 sér. t. III. pag. 266.)

[1]) Mit diesen Gallertstöcken dürfen nicht verwechselt werden ähnliche, von *Clostridium polymyxa*, von *Ascococcus Billrothii* und von *Bacterium tumescens* Zopf auf demselben Substrat gebildete und bisweilen in Gesellschaft von *Leuconostoc* auftretende Gallertmassen.

oder ellipsoïdischer Hülle (Fig. 15, 4 5). Später, wenn Theilung und Vergallertung noch weiter gehen, krümmt sich die Coccenkette mehrfach und zerfällt in kürzere oder längere Stücke (Fig. 15, 6). Ob die Coccen aus den Hüllen ausschwärmen, ist noch nicht ermittelt.

In der Nährflüssigkeit werden eine so grosse Anzahl der oben beschriebenen kleinen Zoogloeen gebildet, dass sie sich schliesslich berühren und mit einander verkleben. Auf diesem Wege entstehen kleine Zoogloea-Ballen von etwa parenchymatischer Structur. (Fig. 15, 7.) Auch diese können später zusammentreten und grössere Klumpen bilden. Die Zusammenlagerung der kleinen und grösseren Klumpen erfährt besondere Beschleunigung, wenn auf das Nährmaterial Erschütterungen einwirken. Denn dadurch stossen die Zoogloeen aufeinander um sogleich aneinander zu adhäriren. Die irrthümliche Meinung, dass der Froschlaichpilz binnen sehr kurzer Zeit, z. B. innerhalb ½ Stunde, entstehen und sich zu grossen die Rübensaftbehälter erfüllenden Gallertmassen entwickeln könne, beruht einzig und allein auf dem Umstande, dass die kleinen, im isolirten Zustande dem blossen Auge völlig entgehenden Zoogloeen beim Schütteln, bei Stössen u. s. w. durch schnelle Vereinigung zu Klümpchen und zu grösseren compacten Massen fast augenblicklich in die Erscheinung treten.



(B. 302.) Fig. 15.

Froschlaichpilz. (Nach van Tieghem und Cienkowski.) 1 Sporen. 2 Sporen nach der Auskeimung, mit stark vergallerteter Membran. 3 4 5 6 Successive Stadien der Coccentheilung und Vergallertung bis zu gekrümmten Formen. 7 Ein Glomerulus von kleinen Zoogloeen. 8 Durchschnitt durch ein älteres Stadium einer zusammengesetzten Zoogloea mit ziemlich langen torulaartigen Fäden. 9 Coccenketten von einzelnen Sporen unterbrochen, die sich vor den Coccen durch ihre Grösse auszeichnen.

Die Zoogloeamassen besitzen eine derartige knorpelähnliche Consistenz, dass man mittelst des Rasirmessers Querschnitte machen kann. Die Gallerte ist an sich vollkommen hyalin, wird aber in Rübensaft häufig durch oberflächliche Ablagerung fremder Substanzen grau bis schwärzlich. Behandlung mit einer wässrigen Lösung von Campecheholzextrakt hat Braunfärbung, Anwendung von Kupferoxydammoniak blaue Tinction zur Folge. Die chemische Formel der Substanz (die Scheibler Dextran nannte) ist $C^{12}H^{10}O^{10}$. Nach längerer Zeit zerfliesst die Gallert und die Coccen werden frei. In geeignete Nährlösung gebracht, produciren sie wieder neue Colonien.

Ausser diesen vegetativen Zuständen, die übrigens zu ihrer Entwicklung des Luftzutritts bedürfen, kennt man noch die von van Tieghem gefundene Dauersporenbildung.

Sie tritt ein in einem erschöpften oder für die Weiterentwicklung der Zoogloeen ungeeigneten Substrat, und zwar in der Weise, dass während die

Gallert sich erweicht, hie und da eine Zelle der Kette sich zunächst vergrössert, (Fig. 15, 9.) ihre Form beibehaltend. In dieser entsteht nun die Spore, welche jene ganz ausfüllt. Die Sporenmembran verschmilzt sodann mit der Membran der Mutterzelle und verdickt und cuticularisirt sich später, während ihr Inhalt starkes Lichtbrechungsvermögen annimmt. Nach der Auflösung der Gallerthülle werden die Sporen frei.

II. Bacteriaceen.

Gattung I. Bacterium.

1. *Bacterium aceti* (Kütz.) — Essigpilz — Essigferment.[1])

Sein Entwicklungskreis umfasst nach Hansen's und eigenen Beobachtungen: 1. die Micrococcusform, 2. die Kurzstäbchenform, 3. die Langstäbchenform, 4. die Leptothrixform, welche sämmtlich Zoogloeabildung in rm der Kahmhaut eingehen können. Die beiden erstgenannten Formen lassen ch an demselben Faden nachweisen (Fig. A a) und bilden überdies einen chwärmzustand. Eingehendere Untersuchungen dürften aller Wahrscheinlichkeit ach zur Auffindung noch anderer Entwicklungsstadien führen, wenigstens einer auersporenbildung. Bemerkenswerth und für den Essigpilz fast geradezu charakteristisch erscheint der Umstand, dass die längeren Stäbchen sowohl, als die Fadenzustände häufig abnorme Gestalt annehmen, indem die cylindrische rm einer mehr oder minder bauchigen Aufschwellung weicht. Dabei verdickt ch die Membran meistens etwas, und der Inhalt erhält einen grauen Ton und atten Glanz. Solche Formen machen den Eindruck, als seien sie zu weiterer Entwicklung unfähig.[2])

Ihr genetischer Zusammenhang mit den normalen Stäbchen- und Micrococcen-Zuständen lässt sich oft, wie auch Hansen zeigte, schon an demselben aden nachweisen. (Fig. 16, B.)

In physiologischer Beziehung spielt der Essigpilz insofern eine bedeutame Rolle, als er, wie Pasteur entdeckte, den Alkohol in gegohrenen Getränken (unter- und obergährigen Bieren, Wein und anderen Fruchtsäften) zu Essigsäure zu oxydiren vermag, eine Fähigkeit, die man sonst bei keinem der niederen Pilze wieder antrifft.[3]) Der für diesen Oxydationsprozess nöthige Sauerstoff der Luft wird von den an der Oberfläche des Substrats vegetirenden Zellen auf letzteres übertragen. (Oxydations-Gährung.) Auf allen jenen Nährsubstraten bildet das Essigferment eine continuirliche Zoogloea von der Form einer Membran (Essigkahmhaut, Essighäutchen, Essigmutter), die bei längerer Cultur eine Dicke von 50 selbst 100 Millim. erreichen kann (und nicht zu verwechseln ist mit der Kahmhaut des Sprosspilzes *Saccharomyces mycoderma)*.

Auf die Fähigkeit des Pilzes Essigsäure zu bilden gründet sich die namentlich in Frankreich übliche Schnellessigfabrikation: Man lässt über grosse zusammengerollte und über einander geschichtete Holzspähne, die der Luft viele

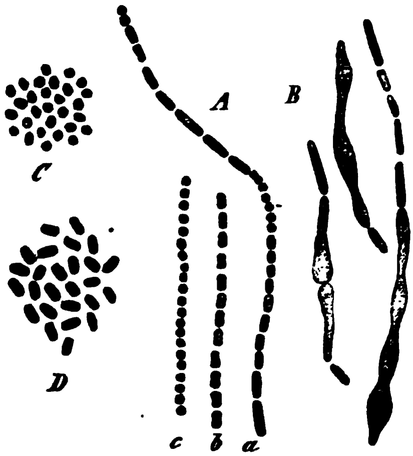
---

[1]) Literatur: E. Chr. Hansen, Meddelser fra Carlsberg — Laboratoriet; 2. Heft, 1879, u. das hierauf bezügliche Resumé: Contributions à la connaissance des organismes qui peuvent se trouver dans la bière et le moût de bière et y vivre. — Pasteur, Etudes sur les vins; Comptes rends. 18. Jan. 1864. — Cohn, Untersuchungen über Bacterien in Beiträge z. Biologie. Band I. Heft II, pag. 172. — Nägeli, Theorie d. Gährung. pag. 49.

[2]) Man vergl. auch *Bacterium cyanogenum* in Bezug auf diese abnormen Zustände.

[3]) Die frühere Annahme, dass auch kahmhautbildende Sprosspilze den Weingeist zu Essigsäure verbrennen könnten, ist nach Nägeli unhaltbar.

Berührungspunkte bieten, und mit der Essigmutter überzogen sind, eine mit etwas Zucker versetzte, verdünnte gegohrene Flüssigkeit (das sogen. Essiggut: Traubenwein, Obstwein, gegohrener Malzauszug, Bier, Branntwein) sickern. Der Zucker dient dazu, die Spaltpilze zu ernähren. Zur Fortsetzung des Prozesses ist als Nahrung nur etwas Essig nöthig. Im Allgemeinen wirkt nach Hansen eine erhöhte Temperatur von 30—35° C. am günstigsten auf die Entwicklung des Pilzes. In untergährigen Bieren lässt er sich bei dieser Temperatur meist in vollkommener Reinheit erziehen und schon nach 2—3 Tagen ist in unbedeckten Gefässen eine schöne Kahmhaut gebildet.



(B. 303.) Fig. 16.

Essigpilz. 900:1. A normale Fadenzustände, bei a in Langstäbchen, Kurzstäbchen und Coccen, bei b in Kurzstäbchen, die in Zweitheilung begriffen sind, bei c in Coccen gegliedert. B Fäden mit abnormen, stark bauchigen Gliedern (Involutionsformen). C Coccenhaufen, D Stäbhenhaufen. (N. d. Nat.)

Dem Essigpilz mangelt nach Nägeli auch das Vermögen nicht, die Essigsäure schliesslich zu Kohlensäure und Wasser zu verbrennen, aber es macht sich dasselbe nur in geringem Maasse geltend, da in der Kahmhaut nur die unmittelbar an der Oberfläche gelegenen, also mit der Luft in Berührung stehenden Zellen dies thun können. Daher nimmt selbst während eines Jahres der Essiggehalt einer Essigpilz-Cultur nicht wesentlich ab.

Bemerkenswerth ist das Verhältniss in welchem Essigpilz und Spross-Kahmpilz bezüglich ihres Auftretens stehen. Während nämlich auf neutralen oder schwach sauren Flüssigkeiten (z. B. Bier) Essigpilz und Kahmpilz gleichzeitig sich einstellen, oder der Essigpilz dem Kahmpilz in der Entwicklung vorangeht, erscheint auf stärker sauren Flüssigkeiten (auf den meisten alkoholarmen Weinen) zunächst der Kahmpilz, und später erst, nachdem letzterer die Säure verzehrt hat, tritt *Bacterium aceti* auf, um Essigsäure zu bilden. Der Kahmpilz hat in diesem Falle die Function, dem Essigpilz den Boden zu bereiten.

2. *Bacterium Pastorianum* Hansen.

Morphologisch mit der vorigen Art in allen Punkten völlige Uebereinstimmung darbietend verhält sich diese Species nach Hansen (l. c.) in physiologischer Beziehung insofern durchaus anders, als sie in ihren Zellen eine stärkeartige, mit Jod sich bläuende Substanz aufspeichert. Der Pilz gedeiht sowohl in Bierwürze, wie in ober- und untergährigen Bieren, entwickelt sich aber in dem ersteren Substrat, sowie in Bieren, die relativ reich an Extrakt und arm an Alkohol sind, (Weissbier, süsses Doppelbier), leichter als *B. aceti*. In alkoholreichen untergährigen Bieren und im Weinessig, wo letzterer häufig auftritt, hat Hansen das *B. Past.* sich nie spontan entwickeln sehen.

3. *Bacterium Fitzianum* Zopf = Glycerinaethylbacterie.[1])

Sie kommt auf Pflanzentheilen, namentlich dem Heu vor, in Gesellschaft vom Heupilz, Buttersäurepilz u. a. Zu ihrer Gewinnung lässt man nach Buchner

---

[1]) Fitz, Ueber Schizomycetengährungen III. Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft,

Heuaufguss ungekocht im Zimmer stehen. Von der sich nach einigen Tagen bildenden Decke, welche neben jenen Formen auch die FITZ'sche Bacterie enthält, trägt man eine kleine Menge in sterilisirte Lösung von 2 % Fleischextrakt und 5 % Glycerin unter Zusatz von etwa 10 % kohlensaurem Kalk (zur Neutralisirung der bei der Gährung entstehenden Säuren) über. Bei 36° C. stellt sich lebhafte Gährung ein, bei welcher Aethylalkohol gebildet wird. Mehrfach fortgesetzte Uebertragung in dieselbe Nährlösung führt zur Reinkultur. Der Gährungsprozess verläuft so lebhaft, dass er bei 36° seinen Hohepunkt schon in 24 Stunden erreicht. Von Entwicklungsformen sind durch BUCHNER aufgefunden Coccen, Kurzstäbchen, Langstäbchen (a b c) und Fadenformen e. Zwischen den ersteren Formen finden sich allmähliche Uebergänge (a b). Die Stäbchen lassen die streng cylindrische Gestalt der Stäbchen anderer Bacteriaceen vermissen. Der Querdurchmesser der Formen beträgt etwa 1 mikr. In den Stäbchen entstehen bei Cultur in 0,5 % Fleischextrakt Sporen von ellipsoïdischer Gestalt.

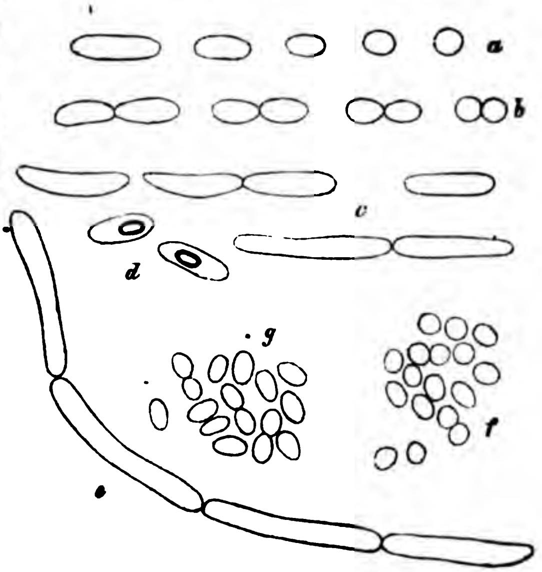


Fig. 17. (B. 304.)

Glycerinaethylbacterie. (Nach BUCHNER.) 4000 : 1. a, b Coccenform mit allen Uebergängen zur Kurz- und Langstäbchenform. c Langstäbchen mit z. Th. etwas verbogenen Enden. e Langstäbchen zu Fäden verbunden. f, g kugelige und ellipsoïdische Coccen. d dauersporentragende Stäbchen; a—b und e—f aus einer lebhaft gährenden Lösung von 2 % Fleischextrakt und 5 % Glycerin mit Zusatz von kohlensaurem Kalk, d Sporenbildung in 0,5 % Fleischextraktlösung.

4. *Bacterium cyanogenum* (FUCHS) — Pilz der blauen Milch.[1])

Am bekanntesten und auffälligsten ist sein spontanes Auftreten in der Kuhmilch, wo er eine zur »Bläuung« dieses Nährmediums führende Gährung her-

---

Bd. 9. (1878.) pag. 49. BUCHNER, Beiträge zur Morphologie der Spaltpilze in NÄGELI's Untersuchungen über niedere Pilze. pag. 220.

[1]) Literatur: PARMENTIER und DEYEUX, Untersuchungen und Bemerkungen über die verschiedenen Arten der Milch. Aus dem Franz. von Dr. SCHERER. Jena 1800. — CHABERT et FROMAGE, D'une alteration du lait de vache, désignée sous le nom du lait bleu. Paris 1850. — HERMBSTAEDT, Ueber die rothe und blaue Milch. Leipzig 1833, in ERDMANN's Journ. für technische und oeconomische Chemie. Bd. 18. — STEINHOF, Ueber das Blauwerden der Milch, Neue Annalen der Mecklenb. landwirthsch. Gesellschaft. 1838. — FUCHS, Beiträge zur näheren Kenntniss der gesunden und fehlerhaften Milch der Hausthiere. — GURLT's u. HERWIG's Magazin für die gesammte Thierheilkunde. Bd. VII. 2. — GIELEN, Kur der blauen Milch der Kühe. Mag. f. ges. Thierheilk. Bd. 8. 2. — HAUBNER, Wissenschaftliche u. praktische Mittheilungen. Mag. f. d. ges. Thierheilk. Bd. 18. 1852. — MOSLER, Ueber blaue Milch und durch deren Genuss herbeigeführte Krankheiten, VIRCHOW's Archiv. Bd. 43. 1868. Die Hauptschrift über den Gegenstand ist: NEELSEN, Studien über die blaue Milch (in COHN, Beitr. z. Biolog. Bd. III. Heft II.) Man vergl. noch: SCHROETER, Ueber einige durch Bacterien gebildete Pigmente (Beitr.

vorruft. Häufiger denn anderwärts scheint nach NEELSEN dieses Phänomen in der norddeutschen Tiefebene, speciell im Küstengebiet der Ostsee aufzutreten. Es hält sich unter den gewöhnlichen wirthschaftlichen Verhältnissen, d. h. bei Aufbewahrung der Milch in Milchkammern, nur in der warmen Jahreszeit, um in den kälteren Monaten zu verschwinden. In kleinen Wirthschaften aber, wo die Aufbewahrung in warmen Räumen (Wohn- und Schlafstuben) erfolgt, kann die Erscheinung auch im Winter bestehen, und man kennt Fälle von vieljähriger ununterbrochener Dauer in derselben Wirthschaft. Die alte Ansicht, dass die Ursache der Bläuung in einer Erkrankung der Kühe zu suchen, oder auf den Genuss von gewissen Weidepflanzen zurückzuführen sei, die einen dem Indigo ähnlichen blauen Farbstoff enthalten, wurde zuerst von FUCHS widerlegt, durch den Nachweis, dass ein Organismus in der blauen Milch lebe und durch Impfung mit einem Tröpfchen solcher Milch in grossen Mengen frischer Milch der Bläuungsprozess künstlich hervorgerufen werden könne. HAUBNER, ERDMANN und NEELSEN bestätigten dieses Ergebniss und lehrten überdies andere Substrate kennen, auf denen sich der Pilz eben so gut entwickelt und gleichfalls Bläuung hervorruft. Dahin gehören: Kartoffeln, Reissbrei, Stärke, aus Bohnen dargestelltes Pflanzenkasein, Mandelmilch u. a. Sie zeigten andererseits, dass sich der Pilz auch auf Glycerin, Zuckerlösung, Gummilösung, Altheeschleim, Quittenschleim etc. überimpfen lässt, wo er gut gedeiht, indessen ohne Bläuung zu bewirken. Von hier aus auf Milch übergeimpft, ruft er widerum intensive Blaufärbung hervor.

Aus den Untersuchungen ERDMANN's und NEELSEN's ergibt sich, dass das Pigment in verwandtschaftlichen Beziehungen steht zu blauen Anilinfarben, sowohl hinsichtlich seines chemischen als auch seines spektroscopischen Verhaltens. Gegenüber von Licht, Luft und der Entwickelung fremder Organismen (wie z. .B. *Oidium lactis)* in dem schliesslich sauer werdenden Substrat zeigt er sich unbeständig. Eine giftige Wirkung scheint der Genuss blauer Milch nicht zu äussern. Das eigentliche Material zur Bildung des Farbstoffes ist nach ERDMANN das Eiweiss, nach NEELSEN die Milchsäure, der Käsestoff ist nach ihm nur insofern bei der Farbenbildung betheiligt, als er bei seiner Zersetzung das nöthige Ammoniak liefert.

Der Farbstoff ist nicht an die Bacterien gebunden, sondern in dem Serum der Milch gelöst. Bedingung für seine Bildung ist Gegenwart von Sauerstoff, denn wenn man geimpfte Milch mit Oel bedeckt, erfolgt keine Bläuung.

Die Entwickelungsgeschichte bietet nach NEELSEN folgende Momente dar. Untersucht man geimpfte Milch kurz vor dem Blauwerden oder wenn eben erst ein bläulicher Schein entsteht, aber noch keine Gerinnung stattfindet, und die Reaction nur erst schwache Säurebildung anzeigt, so finden sich in der Milch constant kurze, 2,5—3,5 μ lange gerade oder gekrümmte Stäbchen, und zwar in grosser Anzahl. (Fig. 18, A.) Sie gehen ein Schwärmstadium ein und besitzen, nach ihrer Bewegungsart und den Strudeln zu schliessen, an jedem Pole eine Cilie. Die gekrümmten bewegen sich in Richtung einer Schraubenlinie und vermehren sich sammt den geraden reichlich durch Streckung und Theilung, zunächst immer wieder Stäbchen bildend. Später, wenn die Säuerung der Milch und gleichzeitig die Bläuung intensiver geworden, tritt die Schwärmfähigkeit

---

z. Biolog. Bd. I. Heft II.) und ERDMANN, Bildung von Anilinfarben aus Proteinkörpern (Journ. f. prakt. Chemie. Bd. 99. Heft 7 und 8.)

der Stäbchen zurück und die Tochterstäbchen bleiben in der Regel zu Fäden verbunden (Fig. 18, C.) Schliesslich theilen sich die Stäbchen in Micrococcen und stellen nunmehr die Torula-Form dar. (Fig. 18, D.) Mit der Bildung der Coccen ist der Entwickelungscyclus der Pflanze in der betreffenden Cultur zum Abschluss gekommen. Setzt man die Coccen in frische Milch, so wachsen sie wieder zu Stäbchen heran. Die Reihe der Generationen bis zur Coccenbildung wird etwa innerhalb 4—5 Tagen durchlaufen. Nach dieser Zeit findet man wenigstens die grosse Mehrzahl der Stäbchen in Micrococcen getheilt, und zugleich hat die Blaufärbung den höchsten Grad erreicht.

Versetzt man die Stäbchenschwärme unter ungünstige Nährverhältnisse, so geben sie ihren Schwärmzustand auf und gehen eine verfrühte Coccenbildung ein. Man stellt solche ungünstigen Bedingungen z. B. durch Luftabschluss (Uebergiessen der blauen Milch mit Oel) oder durch Einbringen in eiweisslose Nährlösungen (z. B. Zuckerlösung, Gummilösung, Glycerin) her. Diese Coccen zeigen übrigens in Milch gebracht, normale Entwickelung.

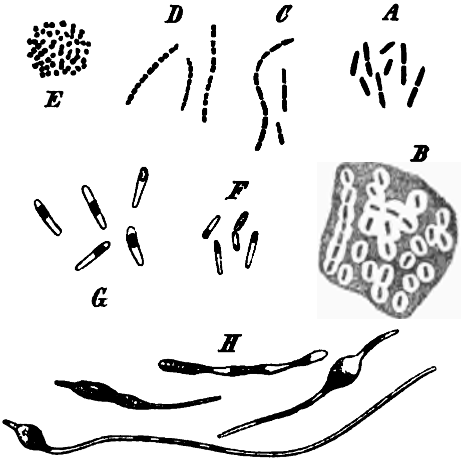


Fig. 18. (B. 305.)

Bacterium cyanogenum. A Schwärmende Stäbchen aus der blauen Milch. B Ruhende Stäbchen mit Gallerthülle, Zoogloeen bildend (aus blauer Milch). C Verbände von Kurzstäbchen aus blauer Milch. D Verbände von Coccen aus blauer Milch. E Schwärmende Coccen aus blauer Nährlösung. F Stäbchen mit beginnender Sporenbildung aus COHN'scher Nährlösung. G Stäbchen mit vollendeter Sporenbildung aus demselben Substrat. H Involutionsformen aus COHN'scher Lösung und *Kali nitricum*. Vergr. ca. 650:1. (Nach NEELSEN.)

Es wurde auch ein *Zoogloea*-Zustand beobachtet, wenn auch zunächst nur für die Stäbchenform.[1] Er entsteht durch Zusammenlagerung der Stäbchen und Bildung einer dicken Gallerthülle an letzteren (Fig. 18, B), innerhalb deren sie sich theilen. Ein Zusammenfliessen der Membranen findet nicht statt. Nach starker Quellung der Gallert, wie man sie auch künstlich durch Wasserzusatz hervorrufen kann, gehen die Stäbchen in den Schwärmzustand über.

In der gewöhnlichen Milch kommt es nur zur Bildung der vegetativen Zustände. Die Fructification in Dauersporen erfolgt nach NEELSEN in stark verdünnter blauer Milch und in anderen Nährmedien, in denen der Pilz zwar entwickelungsfähig ist, aber niemals das blaue Pigment bildet. Zu solchen Nährsubstraten gehören die COHN'sche Lösung, Altheeschleim, Quittenschleim etc. Man erhält die Sporenbildung, sowohl wenn man diese Substrate mit Stäbchen, als auch wenn man sie mit Coccen impft. Schon nach 12 Stunden entsteht an dem Niveau der Medien eine dicke weisse Schicht, welche aus Stäbchen besteht, die 1½ bis 2 mal so lang sind, wie die der blauen Milch und Schwärmfähigkeit und Theilung zeigen. Nach 24 Stunden etwa sind die schwärmenden Stäbchen in Sporenbildung begriffen. Sie wird nach NEELSEN's nicht ganz klarer Darstellung eingeleitet dadurch, dass die Zellen am Ende etwas aufschwellen und das Plasma sich nach Bildung einer Vacuole z. Th. an der Spitze des Stäbchens sammelt und mit Membran umgiebt. Die Spore soll bei der Keimung sich zum Stäbchen verlängern, doch ist der Prozess noch genauer zu studiren.

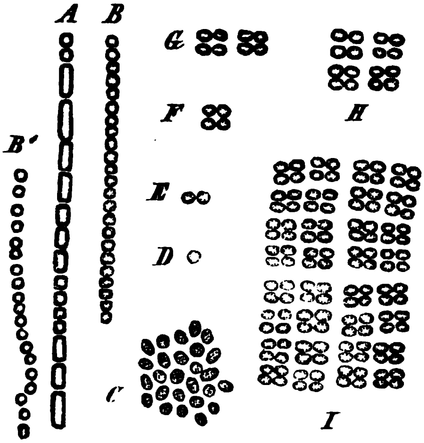
---

[1] Jedenfalls giebt es bei diesem Pilz auch eine *Coccenzoogloea*.

5. *Bacterium merismopedioïdes* Zopf.[1])

Dieser Pilz wurde im Aufguss von stinkenden Schlammmassen (aus der Panke zu Berlin) erhalten. Er bildet Fäden, deren Dicke nicht constant ist, sondern zwischen 1 und 1,5 mikr. schwankt. Sie zeigen Gliederung in Langstäbchen, dann in Kurzstäbchen und endlich in Coccen. Es ist klar, dass, da die Fäden verschiedenen Durchmesser zeigen, auch die Coccen entsprechend in der Grösse variiren müssen. Letztere werden durch gegenseitige Abrundung frei und gehen einen lebhaften Schwärmzustand ein. Zur Ruhe gelangt bilden sie an der Oberfläche des Wassers durch fortgesetzte Theilung nach einer Richtung des Raumes Haufen, welche ein oberflächliches Häutchen bilden, später durch Theilung nach 2 Richtungen des Raumes die höchst charakteristischen Tafel-Colonien, welche den Täfelchen eines *Merismopedia*-artigen Phycochromaceen-Zustandes morphologisch vollkommen ähnlich sehen. Diese Colonien, deren Entwicklung Fig. 18 D—J darstellt, bestehen mitunter aus 64×64 Zellen und darüber. Ihre Membranen vergallerten mit der Zeit. Bei dichter Lagerung der Colonien verschmelzen ihre Gallerthüllen mit einander und so entsteht eine continuirliche Tafelzoogloea, die stets an der Oberfläche des Wassers auftretend eine dünne Kahmhaut darstellt. Ich erhielt dieselbe meist in absoluter Reinheit.

Die Coccen schwärmen unter geeigneten Nährverhältnissen (in frischem Schlammaufguss) aus den Tafelzoogloeen aus, und entwickeln sich wiederum zu Stäbchen und Fäden. Sporenbildung noch nicht bekannt.[2])



(B. 306.) Fig. 19.

900:1. **Bacterium merismopedioïdes.** A Ein Faden, welcher Langstäbchen, Kurzstäbchen und Coccen gleichzeitig zeigt. B Ein Faden, der bereits überall in Coccen getheilt erscheint. B¹ Ein Faden, dessen Coccen sich bereits verschieben und isoliren. C Isolirte Coccen eines solchen Fadens, zu einem unregelmässigen Häufchen vereinigt. D—H successive Zustände der Bildung von Tafel-Colonien. I Mittelgrosse Colonie, aus 32 Tetraden (Gruppen von je 4 Zellen) bestehend.

6. *Bacterium subtile* (Ehrb.)[3]) Heupilz — Heubacterium.

A. Heupilz i. e. S.

Der Heupilz hat in der Natur eine grosse Verbreitung, da er überall auf den oberirdischen Theilen lebender und todter Pflanzen anzutreffen ist, namentlich auch auf dem Heu verkommt. Er wird von den herbivoren Thieren mit der Nahrung aufgenommen und findet sich daher reichlich auch in den Excrementen derselben. In Infusionen der genannten Substrate (Heu, Excremente) entwickelt er sich sehr üppig und bildet an der Oberfläche derselben eine Kahmhaut. Um den Pilz sicher und rein zu erhalten bedient man sich am besten folgender von Roberts und Buchner empfohlener Methode:

---

[1]) Ueber *Bacterium merismopedioïdes* — Sitzungsberichte des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg. Juni 1882, mit 2 Mikrophotographieen (des Separatabzuges).

[2]) Die Coccenform ist ohne Zweifel identisch mit *Merismopedia hyalina* Kützing (Tab. phyc. V. Taf. 38. Fig. 1).

[3]) Literatur: Cohn, Untersuchungen über Bacterien: Beiträge zur Biologie Bd. II. Heft 2. 1876. — Brefeld, Untersuchungen über Spaltpilze; Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde

1. 4stündiges Verweilen des mit möglichst wenig Wasser übergossenen Heues bei 36° C.
2. Abgiessen des Extraktes (nicht Filtriren) und Verdünnung bis zum spec. Gewicht 1,004.
3. Einstündiges Kochen im mit Watte verschlossenen Kolben bei geringer Dampfentwicklung.
4. Stehenlassen des Aufgusses (500 ccm., nicht weniger) bei 36°.

Nach 28 Stunden wird meistens schon die Kahmhaut gebildet. Ist der Aufguss zu stark sauer, so muss er vor dem Kochen mit kohlensaurem Natron neutralisirt werden.

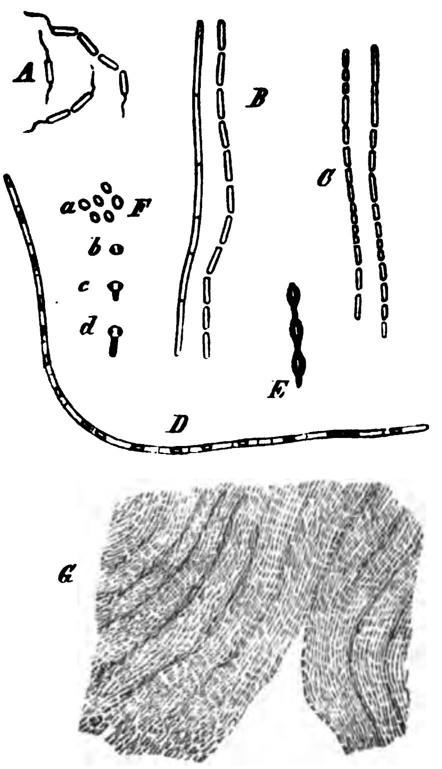


Fig. 20. (B. 307.)

Bacterium subtile. A Stäbchenschwärmer mit ihren Cilien. B Fadenzustände, in Langstäbchen gegliedert. C Fäden in Langstäbchen, Kurzstäbchen und Coccen gegliedert. D Faden, dessen Stäbchen Sporenbildung zeigen. E Sporen mit der vergallertenden Stäbchenmembran (zu stark schraffirt). F, a Sporen vor der Keimung, b, c, d Keimungsstadien. G Stück der kahmhautartigen Zoogloea. (A—F nach d. Nat. 600:1; G nach Brefeld, 200:1).

Von vegetativen Entwicklungszuständen kennt man die Coccen-Stäbchen und Fadenform. Ueberdies erzeugt der Heupilz Dauersporen.

Die Sporen (Fig. 20, F, a) sind ellipsoïdisch; 1,2 mikr. lang, 0,6 mikr. breit und wie alle Spaltpilzsporen stark lichtbrechend und mit einem zarten Gallerthofe versehen, der wie bei den vegetativen Formen eine gequollene Membranschicht repräsentirt. Bei der von Brefeld genau verfolgten Keimung schwellen sie unter Verlust ihres Lichtglanzes etwas an und zeigen zunächst an den beiden Polen eine schwache Dunkelung (F, b). Dann zerreisst die äussere Schicht der Haut (Exosporium) und die zarte Innenhaut stülpt sich erfüllt vom Sporeninhalt etwas heraus, um sich bald zum Kurzstäbchen zu formen (F, c d). Da die Zerreissung an einer äquatorialen Stelle der Sporenhaut erfolgt, so steht die Achse des Keimstäbchens senkrecht auf der Sporenachse. Das Keimstäbchen, nach seiner Bildung noch in der Sporenhaut stecken bleibend oder dieselbe verlassend, streckt sich und theilt sich alsbald durch eine Querwand in 2 Tochterstäbchen, die sich trennen oder in Verbindung bleiben

---

zu Berlin. 1878. Bot. Zeitung 1878. Derselbe. Bacillus subtilis. Schimmelpilze. Heft IV. — Prazmowski, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bacterienarten. Leipzig 1880. — Buchner, Ueber die experimentelle Erzeugung des Milzbrandes aus den Heupilzen. Beiträge zur Morphologie der Spaltpilze, in Nägeli, Untersuchungen über niedere Pilze. München 1882.

und ihrerseits Zweitheilung eingehen u. s. f. Bald bleiben die Theilungsprodukte vereinigt zu kürzeren oder längeren Fäden (B, C), bald trennen sie sich theilweise, zickzackartig gebrochene Ketten darstellend, bald finden vollständige Trennungen statt. Man sieht den Fäden und gebrochenen Ketten oft noch lange die leere Haut der Spore anhängen, aus der sie hervorgingen.

In dem Zustande, wo der Pilz intensive Zersetzungswirkungen im Substrat äussert, kommt es theils gar nicht, theils vorübergehend zur Bildung langer Fäden. Möglichste Fragmentirung in längere mehrzellige Stücke oder gar einzellige Glieder ist hier die Regel. Es hängt dies zu einem wesentlichen Theile mit dem Umstande zusammen, dass die Stäbchenreihen und einzelnen Stäbchen den Schwärmzustand eingehen, der sich morphologisch in der Bildung von Cilien ausspricht. An kürzeren, gebrochenen oder nicht gebrochenen Zellreihen besitzen die Endstäbchen am freien Pole je eine Cilie (A); freie Stäbchen sind an jedem Pole mit einer Cilie ausgerüstet (A). Ob die schwärmenden Zustände nur bei der Stäbchenform auftreten, oder auch der Coccenform zukommen, ist noch nicht festgestellt.

Die Gegenwart von Schwärmstadien ist schon makroscopisch und zwar an der Trübung der Nährlösung zu erkennen. Die darauf folgende Klärung ist ein Anzeichen, dass die Stäbchen sich an der Oberfläche der Flüssigkeit ansammeln. Hier unmittelbar mit der Luft in Berührung kommen sie zur Ruhe und bilden durch fortgesetzte Theilung Fäden, welche sich in einer Ebene neben einander lagern, vergallerten und so eine kahmhautartige Zoogloea darstellen (G).

Die längern stäbchenförmigen Glieder gliedern sich in der Kahmhaut in kürzere Stäbchen und sodann, wie Buchner zeigte und ich selbst sah, in Coccen (Fig. 20, B u. C). Um letztere recht deutlich zu machen hat man sich der Reagentien (alkoholische Fuchsinlösung, Jodlösung etc.) zu bedienen.

In der Zoogloeahaut tritt bald die Bildung von Dauersporen auf, und zwar, soweit die bisherigen Untersuchungen reichen, nur in den längeren Stäbchen (D). Sie schreitet von den oberen Schichten der Haut nach den unteren hin vor. Der Modus der Sporenbildung ist der bekannte (siehe das Kapitel über Sporenbildung). Nach der Ausbildung der Sporen schrumpft die Haut der Mutterstäbchen, um zuletzt allmählich zu vergallerten (E). Die Kahmhaut sinkt jetzt in ihrer ganzen Ausdehnung oder in Fetzen zerreissend zu Boden.

Unter gewissen Bedingungen (s. weiter unten) erfolgt das Auftreten von abnorm gestalteten Zellen. Sie zeichnen sich entweder durch stärkere Rundung der Pole aus oder durch unregelmässige Ausbauchungen; bald erscheinen sie kurz- bald lang-ellipsoïdisch, bald kugelig, bald im Aequator stark eingeschnürt oder besitzen ganz regellose Contouren. Dabei verdickt sich ihre Membran und ihr Inhalt nimmt einen fettartigen Glanz an.

Unter den Nährstoffen ist nach Buchner in erster Linie Eiweiss resp. Pepton zu nennen. Der Pilz producirt ein Ferment, welches coagulirtes Eiweiss zu lösen und in Pepton überzuführen im Stande ist. Wirft man Stücke gekochten Hühner-Eiweisses in eine Heupilzcultur, so werden dieselben nach einiger Zeit durchsichtig und zerfallen schliesslich vollständig. Die Zersetzung von Eiweiss durch *Bacterium subtile* hat Aehnlichkeit mit der eigentlichen Fäulniss, ist jedoch nicht mit ihr identisch, wie schon daraus hervorgeht, dass keine eigenthümlich-widrigen, sondern nur rein ammoniakalische

Gerüche bei diesem Prozess erzeugt werden. Für die Culturen verwendet man das Eiweiss am Besten in Form von Fleischextrakt. (1—5 %.)

Auch gewisse einfachere krystallisirende Verbindungen vermag der Pilz nach Buchner noch zu assimiliren, wie Leucin, Asparagin, bernsteinsaures Ammoniak etc. Doch sagen diese Nährmittel dem Pilze wenig zu. Zuckerzusatz zu diesen, wie zum Fleischextrakt begünstigt das Wachsthum erheblich.1)

Nach vielseitigen Versuchen Brefeld's, Prazmowski's und Buchner's darf es als sichergestellte Thatsache gelten, dass der Heupilz in Lösungen der verschiedensten Kohlehydrate keinerlei Gährung zu bewirken im Stande ist.2)

Damit stimmt auch das von jenen Experimentatoren gefundene Ergebniss, dass der Heupilz zu seinem Wachsthum entschieden des Sauerstoffes bedarf (denn nur Gährungserreger können denselben, sobald sie ihre Gährwirkungen ausüben, entbehren). Bei Sauerstoffmangel geht der Pilz zu Grunde.

Der Einfluss der Ernährung auf die Formgestaltung tritt auch bei vorliegendem Pilze zu Tage.

So schwankt nach Buchner schon der makroscopische Charakter der Decke nach der Art des Aufgusses oder der künstlichen Nährlösung. Je nachdem die Bereitung eines Heuaufgusses mit heissem oder kaltem Wasser oder mit Wasser von einer mittleren Temperatur geschieht, ferner je nachdem man vorwiegend junge, grasartige, oder ältere, mehr holzige Stengeltheile verwendet, fällt die Kahmhaut verschieden aus, weil die Menge der gelösten Stoffe, nach diesen Zubereitungsarten differirt. Bald erscheint die Oberfläche der Haut völlig trocken, stark gerunzelt und mit dicht stehenden, tiefen Falten; bald ist sie schleimig, nass und vollständig glatt. Bald zeigt die Haut eine gewisse Consistenz, bald wird sie schon durch leise Erschütterung in Flocken aufgelöst. Auch die Farbe wechselt nach dem Substrat; sie ist hier mattweiss, dort grau oder gelblich, olivengrün, ja selbst braun bis schwarz. In wenig zusagenden Nährlösungen (Asparagin, Leucin etc.) erfolgt überhaupt keine Kahmhautbildung.

Aber auch der mikroscopische Charakter der Elemente des Pilzes wechselt nach der Art der Nährlösung und der Reaction desselben. Es erfahren nämlich nicht bloss die Dimensionen, sondern auch die Gestaltungsweise Aenderungen. Hier einige Beispiele nach Buchner:

1. 5 % Fleischextract, alkalisch. Die Glieder der Fäden in der Kahmhaut dünn und lang, 0,5 mikr. breit, 6—10 mikr. lang. (Bei Jodzusatz kürzeste Glieder 1,5 mikr., längste 4,0 mikr. lang.
2. Heuaufguss (Heu mit vorwiegend holzigen Stengeltheilen 4 Stunden bei 36° C. extrahirt). Spec. Gew. des Extrakts 1,004. 24 Stunden bei 22° C. cultivirt. Die Glieder der Fäden doppelt so dick, wie bei 1, nämlich 1,0 mikr., 12 mikr. und darüber lang. (Bei Jodzusatz kürzer.)
3. Heuaufguss (Heu mit vorwiegend grasigen Theilen, 4 Stunden bei 36° C. extrahirt). Spec. Gew. 1,006. 24 Stunden bei 36° C. cultivirt. Breite der Glieder 0,9—1,0 mikr. Länge 2,0—5,0 mikr. Die Ellipsoidform der Stäbchen sehr häufig. (Bei Jodzusatz Zerfall in Glieder von 1,2—1,5 μ Länge.

---

1) So kann man z. B. verwenden 0,1 % Fleischextrakt mit 5 % Zucker oder 0,1 % Asparagin mit 5 % Zucker (und natürlich den nöthigen Mineralsalzen).

2) Die Cohn'sche Behauptung, er könne Buttersäure hervorrufen, sowie die von Fitz, dass er Glycerin zu Alkohol vergähren könne, müssen demnach fallen gelassen werden.

4. Fleischextrakt, 0,1 % mit 5 % Zucker, neutral. Glieder 0,8 mikr. breit, 4 bis 6 mikr. lang. (Bei Jodzusatz kürzeste Glieder nur 0,8 μ lang, ebenso breit.
5. 1 % Fleischextrakt, schwach sauer. Breite der Glieder 0,7 mikr. Länge im Minimum 2,0, im Maximum 5,0 mikr. (Bei Jodzusatz kürzeste Glieder 1,6 mikr., längste 2,5 mikr. lang.

Auch auf die Bildung derjenigen unregelmässigen Formen, die man Involutionsformen nennt, und die beim allmählichen Absterben der Fäden entstehen, ist die Zusammensetzung der Nährlösung von Einfluss. Sie treten, wie bereits früher bemerkt, am frühzeitigsten auf, wenn der Zuckergehalt der stickstoffhaltigen Nährsubstanz gegenüber zu sehr überwiegt, so z. B. in einer Lösung von 0,1 % Fleischextrakt mit 10 % Zucker oder in einer Lösung von 0,1 % Asparagin mit 10 % Zucker.

Dass die Art der Nährlösung selbst auf die Cilienbildung von Einfluss sein kann, beweist der Umstand, dass dieselbe nach Buchner in 1 % Asparaginlösung bei 25 ° C. gänzlich unterbleibt, während sie in Heuaufgüssen etc. bei derselben Temperatur regelmässig auftritt.

Von sonstigen physiologischen Eigenthümlichkeiten des Heupilzes ist zunächst hervorzuheben die Widerstandsfähigkeit der Sporen gegen äussere Einflüsse.

Wie schon Cohn zeigte, und Brefeld, Prazmowski und Buchner bestätigten, werden die Heupilz-Sporen durch die Siedehitze nicht getödtet, und können dieselbe selbst mehrere Stunden ertragen, ohne ihre Keimkraft zu verlieren. Man benutzt diese Eigenschaft, um den im Heuaufguss sich findenden Pilz von anderen Spaltpilzen, welche nicht so widerstandsfähige Sporen bilden, zu isoliren.

Gegen Gifte, wie starke Lösungen von schwefelsaurem Kupfer, concentrirte Lösungen von Sublimat, von Carbolsäure sind nach Brefeld die Sporen, auch bei mehrtägiger Einwirkung dieser Reagentien, gleichfalls wenig empfindlich.

B. Milzbrandpilz.1) *Bacterium Anthracis* (Cohn).

Unter den Krankheit erregenden Spaltpilzformen nimmt seit einigen Jahren wohl keiner ein grösseres Interesse in Anspruch, als der von Pollender entdeckte, von Branell, Davaine, Bollinger untersuchte und insbesondere von Koch und Buchner morphologisch und physiologisch erforschte Milzbrandpilz ein.

Er ruft die höchst ansteckende Milzbrandkrankheit *(Anthrax)* hervor, der vorzugsweise Wiederkäuer (namentlich Rinder, Schafe, Hirsche und Rennthiere) sowie Nager (Mäuse, Kaninchen, Hasen etc., namentlich weisse Formen) leicht

---

1) Literatur: Pollender, Miscroscopische und microchemische Unters. des Milzbrandblutes. Casper's Vierteljahrschrift f. gerichtl. Medicin. XIII. pag. 103. — Davaine, Comptes rendus LVII. LIX. etc. — Branell in Virchow's Archiv XI. XIV. XXXVI. — Bollinger im Centralblatt f. d. medic. Wissenschaften von Rosenthal u. Senator. 1872. pag. 417. — Koch, Die Aetiologie der Milzbrand-Krankheit, begründet auf die Entwickelungsgeschichte des *Bacillus Anthracis*, in Cohn, Beiträge z. Biol. II. pag. 277. — Derselbe, Zur Aetiologie des Milzbrandes. Mittheilungen aus dem Gesundheitsamte. Berlin 1881. pag. 49. — Pasteur et Joubert, Etude sur la maladie charbonneuse (Compt. rend. 1877. Bd. 84. pag. 900 ff.) C. Davaine, Observations sur la maladie charbonneuse (Compt. rend. 1877. Bd. 84. pag. 1322.) — Toussaint, Sur les bacterïdies charbonneuses. Daselbst. pag. 415. — Buchner, Ueber die experimentelle Erzeugung des Milzbrandcontagiums in Nägeli, Untersuchungen über niedere Pilze. pag. 140. Vergl. auch die übrigen Buchner'schen Abhandlungen daselbst. — Koch, Ueber die Milzbrandimpfung. Kassel 1882.

zum Opfer fallen, die aber auch auf andere Thiere, sowie auf den Menschen übertragen werden kann und hier die als *Pustula maligna* bekannte Krankheit hervorruft.[1])

Doch scheinen manche Thiere, wie z. B. Hunde und Vögel im Allgemeinen weniger, kaltblütige, wie z. B. Frösche, Fische fast ganz unempfänglich für Milzbrandinfection zu sein.[2])

Die Milzbrandkrankheit ist in erster Linie dadurch charakterisirt, dass die Milz von den Zuständen des Pilzes meist in auffallendem Maasse durchwuchert wird und dabei mehr oder minder stark aufschwillt. Ausserdem findet er sich reichlich im Blute, wo er sich üppig vermehrt, auch in der Lunge, Leber, Nieren und den Lymphdrüsen kommt er vor, nicht aber in den Muskeln und anderen sauerstoffarmen Geweben.

Seine eigentliche Heimath hat nach Koch der Milzbrandpilz nicht im Thierkörper, sondern ausserhalb desselben, wahrscheinlich auf und in faulenden pflanzlichen Theilen. Von hier aus gelangen seine Keime (besonders Sporen) auf lebende Pflanzen (Gräser etc.) und werden mit diesen von den Thieren verzehrt. Besonders reichlich scheint sich der Pilz an Orten zu entwickeln, welche öfter überschwemmt werden.

Um Reinculturen des Milzbrandpilzes zu erhalten, zerreisst man nach Buchner *Anthrax*-kranke Milz und verdünnt sie mit pilzfreiem Wasser soweit, dass auf einen nicht zu kleinen Raumtheil (z. B. 10 cmm) durchschnittlich ein Stäbchen kommt. Mit je einer solchen Menge inficirt man eine Anzahl von mit 0,5% Fleischextrakt beschickten Kolben und hält sie bei Körpertemperatur. In einzelnen oder allen Gefässen stellt sich nach etwa 24 Stunden am Boden eine zarte leicht bewegliche Wolke von Fäden ein, während der übrige Theil der Flüssigkeit klar bleibt, als ein Zeichen, dass kein fremder Spaltpilz mit in die Lösung übertragen wurde.

Bezüglich der Morphologie der vegetativen Zustände stimmt der Milzbrandpilz mit dem Heupilz vollkommen überein, selbst bis auf die Involutionsformen. Er bildet nicht bloss Stäbchen, sondern auch Coccen.[3]) Ueberdies erfolgt die Dauersporenbildung in genau der gleichen Weise. Nur bezüglich der von Buchner verfolgten Keimung sowie in dem Mangel der Cilien macht sich ein Unterschied bemerkbar. Die Spore schwillt bei der Keimung stark auf, wobei ihre äussere Haut gallertig und dadurch undeutlich wird. Letztere reisst dann nicht im aequatorialen Theile, sondern am Pole, und der von der zarten Innenmembran umhüllte ellipsoïdische Inhalt streckt sich zum Stäbchen. Die

---

[1]) Es geschieht dies meist beim Schlachten milzbrandkranker Thiere, und beim späteren Bearbeiten von deren Häuten, Haaren etc., wenn frische Stäbchen oder Sporen in eine Wunde oder durch Einathmung in die Lunge gelangen.

[2]) Raubthiere und Vögel (Elstern, Krähen, Habichte etc.) holen sich den *Anthrax*, wenn sie von Milzbrandcadavern fressen. Ziemlich empfänglich für Milzbrand sind übrigens nach Oemler Sperlinge. Spinola hat auch an Gänsen, Enten und anderem Hausgeflügel die Krankheit beobachtet.

[3]) Wie besonders Fokker (Zur Bacterienfrage in Virchow's Archiv, Bd. 88, [1882] pag. 49) hervorhebt, finden sich in der Milz an regulärem Milzbrand zu Grunde gegangener Thiere ausser Lang- und Kurzstäbchen fast immer auch Coccen. In manchen typischen Milzbrandfällen ist nach Fokker das quantitative Verhältniss von Coccen und Stäbchen sehr schwankend. Bald enthält die Milz nur wenige Stäbchen oder gar keine, während in Leber und Blut reichliche Coccenbildung zu constatiren ist; bald sind im Blut und in der Milz massenhaft Stäbchen vorhanden, während Coccenbildung fehlt.

Achse desselben steht also nicht auf der Achse der Spore senkrecht, sondern fällt mit ihr zusammen (wie beim Buttersäurepilz).

Was die Ernährung des Milzbrandpilzes angeht, so scheint ihm fast nur Eiweiss und Pepton zu taugen, das man ihm am besten in Form von Liebigschem Fleischextrakt (0,5 $\frac{0}{0}$) bietet. Coagulirtes Eiweiss löst er zunächst durch ein Ferment, um es dann zu zersetzen und dieselbe Fäulnissform zu bewirken, die für den Heupilz bekannt und durch Abwesenheit widriger Gerüche charakterisirt ist. Zucker und andere Kohlehydrate bleiben nach Buchner auf das Wachsthum ohne wahrnehmbaren Einfluss.

In sauren Lösungen vermag der Pilz nicht zu gedeihen.

Wie der Heupilz bedarf er zu seinem Wachsthum des Sauerstoffes, daher vermehrt er sich nach Buchner im Körper nur innerhalb des Gefässsystems, im sauerstoffhaltigen Blute, nicht in den Muskeln und anderen sauerstoffarmen Geweben. Damit hängt auch der Umstand zusammen, dass bei der Milzbrandkrankheit entzündliche Prozesse in den Geweben fehlen.[1])

Auch bei dem Milzbrandpilze macht sich, wie Buchner zeigte, der Einfluss der Lebensbedingungen auf die Formgestaltung geltend. Namentlich wird der Breitedurchmesser fast bei jeder künstlichen Kultur grösser, als bei der Vegetation im Thierkörper. Zur Veranschaulichung des Gesagten diene Fig. 21; A stellt Material aus der Milz einer Maus, B in 2 $\frac{0}{0}$ alkalischem Fleischextrakt gezüchtetes Material dar. Dort beträgt die Dicke der Glieder 0,8 mikr., hier 1,2—1,4 mikr.[2])

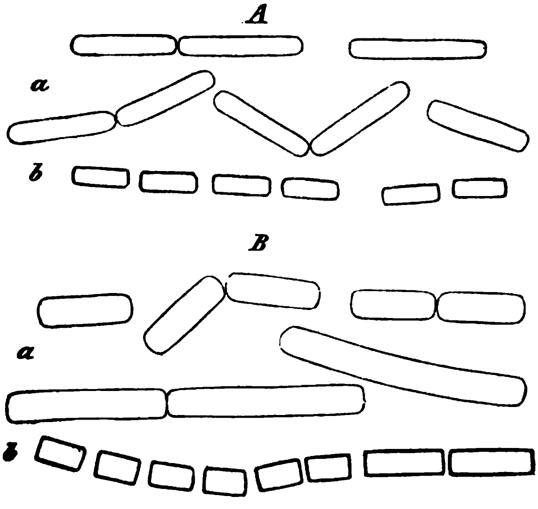


Fig. 21. (B. 308.)

Milzbrandpilz. A aus der Milz einer Maus. 4000:1. a im frischen Zustand; b bei Zusatz von Jodtinctur; B aus 2 $\frac{0}{0}$ schwach alkalischem Fleischextrakt 4000:1. a frisch, b bei Jodzusatz. (Nach Buchner).

Eines der bedeutsamsten Resultate, die das Spaltpilzstudium der allerneuesten Zeit zu Tage gefördert hat, liegt in dem von Buchner geführten Nachweis, dass der Milzbrandpilz in den Heupilz umgezüchtet werden kann, und umgekehrt der unschädliche Heupilz in den infectiösen Milzbrandpilz.

---

[1]) Namentlich ausgeprägt ist dieser Mangel nach Buchner beim Milzbrand kleinerer Thiere, (Mäuse, Kaninchen), wo meist kein anderer pathologischer Befund angetroffen wird, als die Schwellung der Milz. Aber auch die Haemorrhagien und serösen Transsudate, welche bei grösseren Thieren als charakteristisch gelten, sind nicht als Folgen entzündlicher Prozesse aufzufassen, sondern als Anzeichen einer bestimmten Veränderung der Gefässwände. Eine Ausnahme scheint der Milzbrandcarbunkel zu machen, bei dem entzündliche, ja sogar brandige Erscheinungen die Regel sind. Doch dürften hier nach Buchner andere Spaltpilze mitwirken.

[2]) Ob der Milzbrandpilz im Stande ist unter gewissen Ernährungsbedingungen vorwiegend Coccen zu bilden, weiss man nicht. Nach den Experimenten und Untersuchungen Fokkers aber, der in mit typischem Milzbrandpilze erzeugten typischen Milzbrandfällen massenhafte Coccenbildung unter Zurücktreten der Stäbchenform beobachtete, dürfte die Frage im bejahenden Sinne entschieden werden.

Da diese Umzüchtungen mit durchaus fehlerfreien Methoden gewonnen sind, so darf man dem Ergebniss Vertrauen entgegenbringen. Die Umwandlung des Milzbrandpilzes in den Heupilz vollzieht sich auf dem kürzesten Wege, wenn man ihn bei 36 °C züchtet.

1. in Eiweissflüssigkeit mit Fleischextraktlösung (1 ccm. Eigelb mit 20 ccm. 1% Fleischextraktl.), der man etwas Alkali zusetzt.[1]

Die Pilze, die sonst am Grunde des Gefässes Wolken von Fäden bilden, sammeln sich dann merkwürdiger Weise an der Oberfläche und nehmen Eigenbewegungen an, die sie unter gewöhnlichen Culturverhältnissen nicht zeigen. Dabei nehmen die sich schliesslich bildenden Sporen eigenthümliche Gestalt an, indem sie meist eine ganz ausserordentliche Länge im Verhältniss zum Querdurchmesser erhalten, so dass sie wie Stäbchen aussehen. (Ihr Längsdurchmesser geht nämlich bis zum Fünffachen des Querdurchmessers). — Ueberimpfung:

2. in Eiweisslösung (Eigelb) ohne Zusatz von Alkali.

Auch hier vermehren sie sich stark an der Oberfläche. Das Wachsthum ist dabei ein ungemein rasches und schon nach 24 Stunden jedesmal auf dem Höhepunkt, die Sporenform dieselbe, wie bei 1. — Ueberimpfung:

3. in 1% Fleischextraktlösung. Die Nährlösung trübt sich durch Flocken. Es bildet sich eine lockere, schleimig aussehende Decke, die bei der leichtesten Erschütterung zu Boden sinkt. Die Sporen sind nicht mehr so lang gestreckt, wie in der Eiweiss-Cultur, sondern haben die gewöhnlichen Dimensionen des Heu-Milzbrandpilzes. — Ueberimpfung:

4. in Heuaufguss (nach der oben erwähnten Methode dargestellt), schwach sauer. Verhalten wie bei 3. Spärliches Wachsthum mit Randbildung. — Ueberimpfung:

5. auf weisse (für Milzbrand sehr empfindliche) Mäuse. Die Thiere zeigten sich niemals krank und blieben am Leben.

Aus diesen Experimenten folgt: 1. dass die Milzbrandbacterien in eine deckenbildende, mit Eigenbewegung begabte, also mit dem Heupilz morphologisch identische Bacterienform umgewandelt werden können.

2. dass diese Form gar keine oder doch stark geschwächte infectiöse Wirksamkeit zeigt, also auch physiologisch mit dem Heupilz übereinstimmt.

Auch die Züchtung des Milzbrandpilzes in Fleischextrakt bei erhöhter Sauerstoffzufuhr[2] und bei 36° führte zu einer allmählichen Abnahme der infectiösen Wirksamkeit, die um so geringer wurde, je höher die Zahl der aufeinander folgenden Züchtungsgenerationen stieg, während der Pilz in Fleischextrakt ohne Schütteln bei 25° cultivirt auch bei beliebig lange fortgesetzter Züchtung seine infectiöse Wirksamkeit beibehielt.

Auch bei der eben erwähnten, Hunderte von Generationen hindurch fortgesetzten Cultur des Milzbrandpilzes in Fleischextrakt bei 36° im Schüttelapparate zeigte sich bereits die Tendenz zu der für den Heupilz charakteristischen Deckenbildung, und zwar darin, dass die Pilze an den höheren Theilen der Züchtungsgefässe einen Ueberzug bildeten. Die weiteren Züchtungen, die bei Ruhe des Nährmediums vorgenommen wurden, ergaben nun sogar eine starke weissliche Deckenbildung; allein die Decken hatten noch nicht den Charakter der trocknen, meist gerunzelten, ziemlich festen Decke des Heupilzes, sondern zeigten noch ein glattes, schleimiges Ansehen und lockeres Gefüge, so dass bei geringer Erschütterung die Decken theilweis oder gänzlich in Flocken sich auflösten.

---

[1] Die Menge des Alkali ist 2 ccm. $\frac{1}{10}$ Normal-Natron-Lösung auf 20 ccm. der Fleischextrakt-Eigelbmischung.

[2] Sie wird durch den Schüttelapparat bewerkstelligt.

Bei weiterer Cultur aber in schwach saurem Heuaufguss, welche wiederum durch Hunderte von Generationen (bis zur 1500. Gen.) hindurch ausgeführt wurde, schritt der Pilz ganz allmählich auch zu der charakteristischen Deckenbildung des Heupilzes vor. Ausserdem stellte sich während der letzten Züchtungsreihen auch die Schwärmbewegung ein, wie sie den Heupilzzuständen bei gewisser Ernährung zukommt.

Einen weiteren wichtigen Beweis dafür, dass der Milzbrandpilz eine blosse infectiöse Form (Varietät) des Heupilzes darstellt, hat BUCHNER dadurch geliefert, dass es ihm mittelst exacter Methode gelang, den Heupilz in den Milzbrandpilz umzuzüchten.

Er erreichte dies durch Cultur des Heupilzes in thierischen Flüssigkeiten ausserhalb des Körpers zunächst im Eiereiweiss mit etwas Fleischextraktlösung, dann in Kaninchenblut (im Schüttelapparate bei Körpertemperatur.) Die Bildung der charakteristischen Heupilzdecke unterblieb hierbei schon von der ersten Blutcultur an, ein Zeichen, dass sich die Heupilznatur bereits geändert hatte. Mit dem gewonnenen Material wurden nun weisse Mäuse und Kaninchen inficirt, indem man in sporenhaltige Flüssigkeit getauchte und getrocknete Leinwandbändchen unter die Rückenhaut der Impfthiere brachte. Das Resultat war schliesslich in jedem einzelnen Falle ausgesprochener Milzbrand.

Das von PASTEUR und BUCHNER erhaltene Resultat, dass der Milzbrandpilz durch fortgesetzte künstliche Cultur allmählich in seiner Fähigkeit der infectiösen Wirkung eine Abschwächung erfährt, darf — und in diesem Sinne spricht sich auch KOCH auf Grund seiner Untersuchungen aus — als eine feststehende Thatsache betrachtet werden. TOUSSAINT und PASTEUR impften nun mit solchem geschwächtem Milzbrand-Material für Milzbrand empfängliche Thiere (Schafe, Rinder etc.), und es stellte sich dabei das Ergebniss heraus, dass diese Thiere geschützt (immun) wurden gegen Infectionen, die man mit nicht abgeschwächtem Milzbrande vornahm. Die Schwächung des Milzbrandes erreichte PASTEUR in der Weise, dass er den Pilz in neutralisirter Bouillon bei 42—43° C. ungefähr 20 Tage lang züchtete. Er erhielt so ein stark geschwächtes Material, das er als erste, schwächste Lymphe *(premier vaccin)* verwandte. Sodann stellte er einen zweiten etwas weniger abgeschwächten Impfstoff (unter denselben Bedingungen nur mit kürzerer Zeitdauer der Cultur) her *(deuxième vaccin)*, mit der die bereits mit der ersten Lymphe geimpften Thiere zu grösserer Sicherheit der Immunität noch ein zweites Mal geimpft werden müssen.

Dass solche Impfungen mit abgeschwächtem Milzbrand thatsächlich Schutz gegen die Milzbrandkrankheit verleihen, ist zwar wahrscheinlich, aber durch die, wie KOCH (l. c.) zeigte, unzuverlässigen Versuche PASTEUR's nicht erwiesen.

Die Abschwächung der Milzbrandbacillen beruht nach TOUSSAINT und CHAVEAU auf der Wirkung der höheren Temperatur und nach KOCH wohl auch auf der Wirkung der Zersetzungsprodukte der Spaltpilzvegetation. Wie beide fanden, wird die Abschwächung von Milzbrandblut bei 50° C. in 20, bei 52° in 15, bei

55° in 10 Minuten erreicht. Ebenso wirkt Zusatz von Carbolsäure abschwächend auf die Virulenz.

Die spontane Infection durch Milzbrand kann ausser von Wunden der Körperoberfläche auch vom Darmkanal und von der Lunge aus erfolgen. Nach den Buchner'schen Einathmungs- und Fütterungsversuchen geht die Infection von der Lunge aus leichter vor sich, als vom Darmkanal.

7. *Bacterium acidi lactici* Zopf = Milchsäurepilz, Milchsäureferment.

Am bekanntesten ist sein Vorkommen in der sauren Milch, im Sauerkraut, in sauren Gurken, in sauer gewordenen Gemüsen, in Branntweinmaischen, Biermaischen, überhaupt in Aufgüssen von Pflanzentheilen, welche in kleineren oder grösseren Mengen Zucker enthalten, in sauer gewordenen gegohrenen Flüssigkeiten z. B. Bier[1]), in altem Käse, in Zuckerlösungen etc. Man gewinnt ihn nach Delbrück sicher und rein, wenn man sich eine Maische von 200 Grm. Trockenmalz und 1000 Grm. Wasser herstellt und diese bei 50° C. einige Zeit hält. Auch durch Zusatz von etwas altem Käse zu einer etwa 5° Zuckerlösung (mit den nöthigen Nährsalzen) und Cultur derselben bei 50° C. kann man ihn erhalten.

Er bildet nicht bloss Stäbchen- und Fadenformen, sondern auch Coccen. Sporenbildung blieb bisher unbekannt.

Physiologisch ist er dadurch interessant, dass er, wie Pasteur entdeckte, die Milchsäuregährung hervorruft, indem er den Zucker der oben genannten Substrate in Milchsäure überführt, ein Process, für welchen Zutritt von freiem Sauerstoff nöthig ist und der am günstigsten bei etwa 50° C. verläuft. Im menschlichen Magen, namentlich bei kleinen Kindern, tritt dieser Prozess nach unmässigem Genuss von zuckerhaltigen Speisen oft ziemlich intensiv auf.

Von den Gährungstechnikern wird der Pilz bis zu einem gewissen Grade gehegt, weil die durch ihn bewirkte Säuerung des Hefengutes günstig auf das Wachsthum und die Gährthätigkeit der Hefe wirkt.

Um Milch vor dem Spaltpilz sicher zu schützen, hat man sie einige Zeit über den Kochpunkt hinaus zu erhitzen. Doch wird schon bei 100° C. gekochte Milch in der Regel nicht sauer, wenn die oberflächliche Gerinnungshaut, welche die Milch vom Sauerstoff der Luft abschliesst und gleichzeitig das Hineinfallen der Spaltpilzkeime verhindert, nicht Zerreissung erfährt. Zur Vernichtung des Milchsäurepilzes im Magen dürfte sich Zuführung von Säure (Salzsäure) am Besten empfehlen.

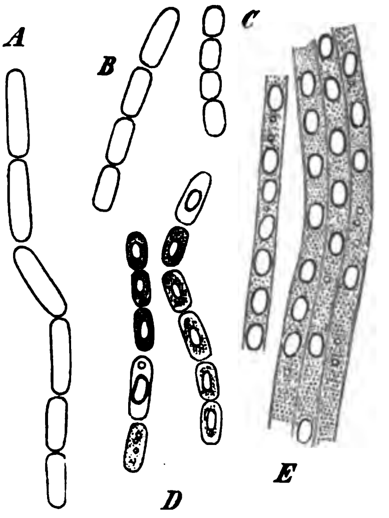


Fig. 22. (B. 809.)

Bacterium Ulna Cohn. A Kette aus langen, B Kette aus kurzen Stäbchen, C aus Coccen bestehend. D Ketten von in der Sporenbildung begriffenen Kurz- und Langstäbchen. E Scheinbar ungegliederte Fäden mit fertigen Sporen. Vergr. 1020. (Nach Prazmowski.)

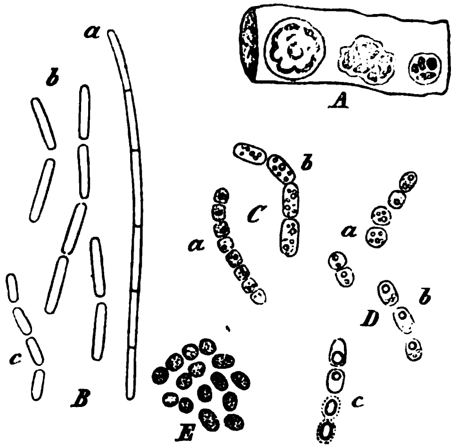
---

[1]) Sofern es nicht durch Essigbildung von Seiten des Essigpilzes sauer geworden.

8. *Bacterium Ulna* Cohn.1)

Kommt in faulenden Eiern vor und lässt sich im Aufgusse von gekochtem Hühnereiweiss züchten. Der Entwickelungsgang umfasst nach Prazmowski's Abbildungen Coccen (Fig. 22, C), Kurzstäbchen (B), Langstäbchen (A) und Fadenformen, von denen die ersteren jedenfalls schwärmfähig sind. Ihr Durchmesser beträgt 1,5—2,2 mikr. Ausserdem kennt man die Sporenbildung, die sowohl in den Kurzstäbchen (D) als in Langstäbchen D vor sich geht. Zur Zeit seiner intensivsten Zersetzungswirkungen, die mit der eigentlichen Fäulniss wegen des Mangels an widrigen Gerüchen nichts zu thun zu haben scheinen, durchsetzt er die Flüssigkeit gleichmässig, dieselbe trübend, dann ziehen sich die Entwickelungszustände in Form wolkiger Massen nach der Oberfläche des Infuses und bilden zuletzt eine dicke, aus langen ineinander gefilzten Bündeln von Fäden (E) bestehende Kahmhaut. In dieser erfolgt nach dem bekannten Modus die Bildung der 2,5 — 2,8 mikr. langen und über 1 mikr. breiten ellipsoïdischen Sporen, deren Keimung noch unbekannt ist.

Physiologisch scheint sich *B. Ulna* dem *B. subtile* ähnlich zu verhalten, d. h. er vermag wahrscheinlich keine Gährwirkungen auszuüben und ohne Sauerstoff nicht lebensfähig zu sein. Eiweisshaltige Nahrung sagt ihm offenbar besonders zu. Ueber sein sonstiges physiologisches Verhalten ist nichts bekannt.



(B. 310.) Fig. 23.

Bacterium tumescens Zopf. A ein Stück gekochter Mohrrübe mit 3 Zoogloeen in nat. Grösse. B vegetative Zustände aus einer jüngeren Zoogloea. a in Langstäbchen gegliederter Faden. b In Isolirung begriffene Langstäbchen. c Kette von Kurzstäbchen. C Fadenstücke, bei a in Coccen, bei b in Kurzstäbchen gegliedert, unmittelbar vor der Sporenbildung stehend, daher im Vergleich zu den vegetativen Zuständen stark aufgeschwollen und körnig. D Sporenbildung; Entwickelung nach den Buchstaben. E Haufe von Coccen.

9. *Bacterium tumescens* Zopf.

Man erhält den Pilz mit Sicherheit, wenn man gekochte Mohrrübenscheiben bei gewöhnlicher Temperatur nicht allzufeucht hält. Nach wenigen Tagen erscheint er an der Oberfläche in Form kleiner, ½ bis 1 Centimeter im Durchmesser haltenden, scheibenförmigen Gallertmassen, die eine ziemlich zähe, gefaltete Haut darstellen von weisslicher Färbung.

Untersucht man diese Haut, so lange sie noch fest ist, so bemerkt man, dass sie aus dicht gelagerten Stäbchenreihen (Fig. 23, B, a) besteht, die ausserordentlich stark vergallertet sind. Ein oder zwei Tage später zeigt die nämliche Zoogloea, von der man die erste Probe nahm, dass die Langstäbchen sich in Kurzstäbchen (B, c u. C, b) und in Coccen (C, a) gegliedert haben, überdies etwas aufgeschwollen sind (C). Die Aufschwellung nimmt später zu, so dass oft das Doppelte des ursprünglichen Durchmessers erreicht wird (D, a b). Dabei wird der ur-

---

1) Literatur: Cohn, Untersuchungen über Bacterien, in Beitr. z. Biol. Bd. I. Heft 2. pag. 177. — Prazmowski, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bacterien-Arten. Leipzig, 1880. pag. 20.

sprüngliche ganz homogene Inhalt deutlich körnig. Jetzt beginnt die Sporenbildung und zwar nicht bloss in den Coccen, sondern auch in den Kurzstäbchen, so dass hier ein Fall vorliegt, wo die Sporenbildung in zweien der Entwickelungsstadien vor sich geht (D, c).

Sie kommt in der Weise zu Stande, dass die Körnchen durch Zusammenfliessen grösser werden und schliesslich zu einem einzigen, stark lichtbrechenden sich vereinigen. Ihre Keimung wurde noch nicht beobachtet. Zur Zeit der Sporenbildung verflüssigt sich die Gallert etwas.

10. *Bacterium Tuberculosis* Koch. Tuberkelpilz.[1])

Ruft nach Koch's neuesten Untersuchungen die Tuberkelkrankheit (Tuberculose) von Menschen und Thieren (Rindern [hier Perlsucht genannt], Affen, Schweinen, Schafen, Kaninchen etc.) hervor, wobei meist kleinere oder grössere Knötchen *(tubercula)* auftreten und zwar in den verschiedensten Organen (Lunge, Darm, Gehirn, Milz, Leber, Nieren, Bronchialdrüsen etc.)

Von Entwicklungsstadien wurden von Koch nur Stäbchenformen (Bacillen) und Dauersporen aufgefunden; doch bildet der Pilz ausser Lang- und Kurzstäbchen nach meinen Beobachtungen auch Coccen. Jene sind an allen Punkten, wo der tuberculöse Process in frischem Entstehen und in schnellem Fortschreiten begriffen ist, in reicher Anzahl vorhanden und bilden oft dicht zusammengedrängte Gruppen, welche im Innern der Zellen des befallenen Organs oder ausserhalb derselben liegen.

Sobald der Höhepunkt der Tuberkelbildung überschritten ist, treten sie an Anzahl zurück. Die Wucherung der Stäbchen in den Zellen giebt oft Veranlassung zur Bildung stark hypertrophirter Zellen des Gewebes, der sogen. Riesenzellen.

Die Auffindung der Stäbchen im Sputum und in den Organen macht bei ihrer Feinheit einige Schwierigkeit. Ueberwunden wird dieselbe durch ein von Koch angewandtes Färbungsverfahren.

Man breitet ein wenig von Sputum auf das Deckglas aus und trocknet und erhitzt sodann dasselbe, hierauf legt man das Deckgläschen in eine Farblösung von folgender Zusammensetzung: 200 Ccm. destillirtes Wasser werden mit 1 Ccm. einer concentrirten alkoholischen Methylenblau-Lösung vermischt, umgeschüttelt und erhalten dann unter wiederholtem Schütteln noch einen Zusatz von 0,2 Ccm. einer 10§ Kalilauge. Die Mischung darf selbst nach tagelangem Stehen keinen Niederschlag geben. Die zu färbenden Objecte bleiben in derselben 20—24 Stunden. Durch Erwärmen der Lösung auf 40° C. im Wasserbade kann diese Zeit auf ½ bis 1 Stunde abgekürzt werden. Die Deckgläschen werden hierauf mit einer concentrirten wässrigen Lösung von Vesuvin, welche vor jedesmaligem Gebrauch zu filtriren ist, übergossen und nach 1 bis 2 Minuten mit destillirtem Wasser abgespült. In Alkohol gehärtete Schnitte werden in ähnlicher Weise behandelt. Es zeigen sich dann alle Bestandtheile der Gewebe braun gefärbt, die Tuberkelstäbchen aber blau geblieben.

Auch Bildung von Sporen ist von Koch constatirt worden, und zwar sollen sich in je einem Stäbchen meist 2—4 Sporen in gleichmässigen Abständen bilden.

Klebs kultivirte die Tuberkelstäbchen auf Hühnereiweiss, Koch auf Serum von Rinderblut (s. oben: Methoden der Reinkultur), und letzterer impfte mit ganz reinem Material verschiedene Thiere (Meerschweinchen, Mäuse, Ratten, Kaninchen, Katzen, Hunde). Der Erfolg war: Typische Tuberkulose.

---

[1]) Klebs, Tuberculose (Prager med. Wochenschr. 1877. No. 29, 42, 43). — Koch, Die Aetiologie der Tuberculose. (Berliner klinische Wochenschrift. April, 1882.)

11. *Bacterium ianthinum* Zopf.

Ich erzog diesen Spaltpilz auf Stücken von Schweinsblase, die ich in stark spaltpilzhaltiges Wasser (aus der Panke in Berlin) legte, so zwar dass sie auf der Oberfläche schwammen. Es bildeten sich 1—10 Millim. im Durchmesser haltende Flecken von intensiv violetter Färbung. Sie bestanden aus längeren und kürzeren schwärmfähigen Stäbchen, die schliesslich in Coccen zerfielen. Das Pigment, ein schön violetter in Alkohol löslicher Farbstoff entsteht nur an der unbenetzten, mit der Luft in direkter Verbindung stehenden Oberfläche der Schweinsblase, nie an der von der Luft abgewandten Seite und nie an untergetauchten Schweinsblasenstücken. Bezüglich seines Sauerstoffbedürfnisses für die Pigmentbildung verhält sich *A. ianthinum* also wie alle anderen Pigmentpilze.

12. *Bacterium Zopfii* Kurth.[1]

Es wurde von Kurth im Darm von Hühnern und zwar im Inhalt der Wurmfortsätze aufgefunden. Von Entwicklungszuständen wurden beobachtet: Coccen-, Stäbchen- und Fadenformen. In festem Substrat, d. h. 2½ %, 1 % Fleischextrakt enthaltender Gelatine auf dem Objectträger bei 20° gezüchtet bilden die Stäbchen von der Impfstelle aus radiär verlaufende Fäden, die sich an vielen Stellen spiralig krümmen können, und zwar bald in regelmässigster, bald in minder regelmässiger Weise. Schliesslich werden gewöhnlich die spiraligen Windungen so zahlreich uud so dicht, dass förmliche Schraubenknäuel von rundlicher Form entstehen.

In flüssigem Nährsubstrat bei 20° lösen sich die Stäbchen aus dem Verbande der Fäden, indem sie, ähnlich wie es von mir zuerst bei *Cladothrix* gesehen wurde, abknicken, um dann zu schwärmen. Bei Temperaturen über 35° hört die Schwärmbewegung allmählich auf; es wachsen sodann die Stäbchen zu kurzen, in der Flüssigkeit schwebenden Fäden aus.

Ist das Nährmaterial der Erschöpfung nahe, so wird der Zusammenhang der Stäbchen in den graden oder spiraligen Fäden gelöst, und nun erscheinen letztere deutlich gegliedert. Mit der vollständigen Ausnutzung des Nährbodens tritt der Zerfall in Coccen ein. Jedes Stäbchen theilt sich in zwei Coccen, die meist verbunden bleiben.

Bei ihrem Zerfall in Coccen bilden die nach Knäuelart mehr oder minder dicht zusammengedrängten Spiralumgänge des Fadens je nach der Grösse des Knäuels mehr oder minder voluminöse Coccen-Klumpen (Zoogloeen) von rundlicher Form, die häufig perlschnurartig aufgereiht erscheinen. In frische Nährlösung gebracht, wachsen die Coccen direkt wieder zu Stäbchen aus und können dabei Schwärmbewegung annehmen. Als bester Nährboden für den Pilz erwies sich 1—3 % Fleischextraktlösung, mit oder ohne Gelatinezusatz. In Rinderblut — Serum und in der von Nägeli angegebenen Normal-Nährsalzlösung fand kein Wachsthum statt. In der Fleischextraktlösung erregt der Pilz eine Zersetzungsform, welche weder der Gährung noch der typischen Fäulniss entspricht, was mit dem Umstande zusammenhängt, dass er ohne Luftzutritt nicht zu wachsen vermag. Gegen äussere Eiuflüsse ist der Coccen-Zustand viel weniger empfindlich, als der Stäbchenzustand; Stäbchen bleiben im eingetrockneten Zustande nur 2—4 Tage lebensfähig, die Coccen dagegen 17—26 Tage. In erschöpfter Nährlösung aufbewahrt, hatten sie noch nach 82 Tagen ihre Keimfähigkelt behalten.

---

[1] Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Februar, 1883.

Versuche über etwaige infectiöse Wirkungen führten, an Kaninchen angestellt, zu negativen Resultaten.

Die Entwicklung des Pilzes geht in Gelatine-Culturen relativ schnell vor sich. Spätestens 24 Stunden nach der Impfung tritt die vom Impfstrich ausgehende Fadenbildung auf, nach weiteren 24 Stunden sind die Windungen in den Fäden ausgebildet; 6 Tage nach der Impfung ist überall an den Fäden Zerfall in Coccen eingetreten.

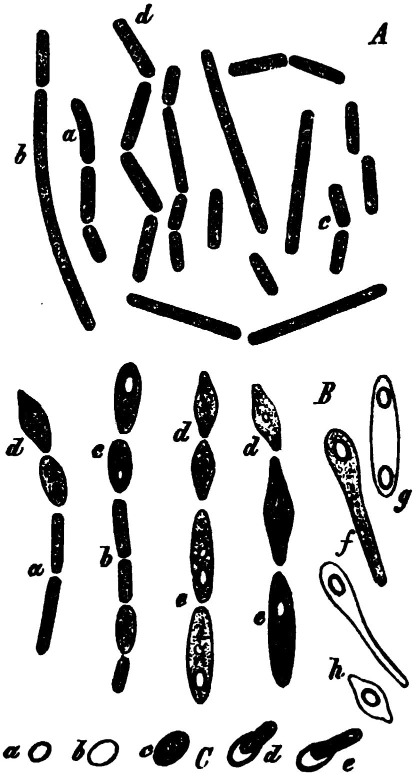


Fig. 24. (B. 811.)

Clostridium butyricum PRAZM. A vegetative Zustände; c Kurzstäbchen, d Langstäbchen, bei a u. b vibrionenartig gekrümmte Stäbchen und Fäden. B Dauersporenbildung; b, d Stäbchen vor, c, e während, f, g, h nach der Dauersporenbildung; c von ellipsoidisch, d u. h. von citronenförmiger, e, g von spindeliger, f von kaulquappenartiger Form. Bei a Stäbchen, die noch im vegetativen Zustande befindlich sind. C Keimung der Dauersporen; die Spore a schwillt an, b zeigt dann die Differenzirung der Membran in Exo- u. Endosporium c. Aus dem polaren Riss der Spore tritt der vom Endospor umgebene Inhalt in Form eines Kurzstäbchens heraus, d, das sich bei e bereits verlängert hat (nach PRAZMOMSKI).

Gattung 2. Clostridium.

Das morphologische Characteristikum dieser Gattung besteht darin, dass die Stäbchenformen in dem Stadium, wo sie zur Sporenbildung vorschreiten, ihre cylindrische Gestalt aufgeben und Spindel- Ellipsoïd-, oder Kaulquappenform annehmen. Man kennt bisher zwei Arten:

1. *Clostridium butyricum* PRAZMOWSKI[1]) Buttersäurepilz.

Auftreten: Der Pilz hat eine weite Verbreitung in der Natur; er tritt besonders häufig auf in fleischigen Wurzeln, in den Knollen der Kartoffeln, wo er die bekannte »Nassfäule« hervorruft, im Sauerkraut, in den sauren Gurken, in Aufgüssen stickstoffreicher Samen (z. B. der Erbsen, Lupinen, Sonnenrose), in Malzmaischen, in Zuckerlösungen (beispielsweise auch im Rübensaft der Zuckerfabriken), in Dextrinlösungen, in Lösungen von milchsaurem Kalk, in altem Käse, in der Labflüssigkeit etc.

Nach VAN TIEGHEM findet sich der Pilz auch in fossilen Coniferen der Steinkohlenperiode.

---

[1]) = *Vibrion butyrique* PASTEUR = *Amylobacter Clostridium* TRÉCUL = *Bacillus Amylobacter* VAN TIEGHEM = *Bacterium Navicula* REINKE und BERTHOLD. Literatur: TRÉCUL, Compt. rend. 1865. tom. LXI. u. 1867. tom. LXV; Ann. des sc. ser. V. tom. VII. 1867. VAN TIEGHEM, Sur le Bacillus Amylobacter et son rôle dans la putréfaction des tissus végétaux. Bull. de la Soc. bot. de France t. 24. 1877. — Ders. Sur la fermentation de la cellulose. Compt. rend. 1879. tom. LXXXVIII. — Ders. Identité du Bacillus Amylobacter et du Vibrion butyrique de PASTEUR. Compt. rend. t. LXXXIX. 1879. — PASTEUR, Compt. rend. LII. 1861, und Animalcules infusoires etc. Compt. rend. LII. 1861. — Etudes sur la bière. — PRAZMOWSKI, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Fermentbildung einiger Bacterium-Arten. Leipzig, 1880. —

Was die Morphologie des Buttersäurepilzes anlangt, so kennt man bisher nur die Kurzstäbchen, Langstäbchen und die Fadenform (Fig. 24, A). Coccen sind bisher nicht beobachtet, aber ohne Zweifel vorhanden. Bisweilen sind Stäbchen und Fäden schwach vibrionenartig gekrümmt (A, b). (Involutionsformen der vegetativen Zustände kennt man noch nicht, obwohl sie auch bei diesem Pilze vorhanden sein werden.)

Zum Zweck der Sporenbildung, die sowohl in den kürzeren als in den längeren Stäbchen erfolgt, schwellen die Zellen in Folge reicher Ansammlung von Plasma mehr oder minder auffallend an (B, c d). Erfolgt diese Anschwellung mehr im äquatorialen Theile, was bei den kürzeren Stäbchen in der Regel der Fall, so entstehen spindelige, citronenartige oder ellipsoidische Formen, liegt sie mehr polar, so kommen keulenförmige oder kaulquappenartige Formen (B, f) zu Stande, die sehr auffallend sind. Die Zahl der Sporen beträgt gewöhnlich 1, selten 2 (B, g). Im letzteren Falle entspricht ihre Lage den beiden Polen, im ersteren ist dieselbe bald polar, bald äquatorial. Ihre Form ist die ellipsoïdische. Bei der Keimung (Fig. 24, C), der eine Aufschwellung der Spore vorangeht, wird, wie bei der Gattung Bacterium, das derbe Exosporium am Pole gesprengt und der Inhalt tritt umgeben vom Endosporium als kurzes Stäbchen hervor, das sich verlängert und dann theilt. Die Achse des Keimstäbchens fällt also mit der Längsachse der Spore zusammen.

Von physiologischen Eigenthümlichkeiten ist zunächst die hervorzuheben, dass der Spaltpilz Gährung zu erregen die Fähigkeit besitzt und zwar, wie Pasteur entdeckte, Fitz und Prazmowski bestätigten, Buttersäure-Gährung. Es werden hierbei Buttersäure und von flüchtigen Produkten Kohlensäure und Wasserstoff gebildet. Ferner scheiden die Zellen ein Ferment ab, welches Cellulose und Stärke löst. Ein weiteres biologisches Charkteristicum liegt darin, dass, wie Pasteur u. A. zeigten, die Pflanze ohne freien Sauerstoff der Luft existiren kann, ja der freie atmosphärische Sauerstoff auf dieselbe (wenigstens auf gewisse Stadien), gradezu als Gift wirkt. Auch Sporenbildung und Sporenkeimung gehen bei Luftabschluss vor sich und für den Keimungsprocess ist letzterer wahrscheinlich sogar Bedingung.

Eine weitere beachtenswerthe Eigenschaft ist die, dass die Zellen die von dem ausgeschiedenen Ferment gelöste Stärke des Substrats in ihren Inhalt aufnehmen können und sich dann mit Jod blau färben. Nach van Tieghem tritt die Stärkereaktion auch an in anderen, stärkefreien Nährsubstraten (wie Glycerin, Mannit, milchsaurem Kalk, Zuckerlösungen, cellulosehaltigen Stoffen etc.) gezogenem Material auf, wie auch Fitz und Prazmowski bestätigen.

Das Stadium der Jodfärbung stellt sich nach Prazmowski früher oder später ein, je nach der Energie, mit welcher die Gährung vor sich geht. In schwach gährenden, aber stärkereichen Substraten erscheint sie schon in einem sehr frühen Stadium, an noch wachsenden Stäbchen. Bei starker Gährung dagegen tritt sie, auch wenn das Substrat stärkereich ist, ziemlich spät, nämlich erst unmittelbar vor der Sporenbildung ein.

Die Temperatur ist auch bei diesem Spaltpilz auf die Entwicklung und Gährthätigkeit von Einfluss. Er wächst und gährt am üppigsten bei 35—40° C., bei 30° schon weniger gut. Auch die Sporenbildung geht bei höherer Tempe-

---

Fitz, Ueber Spaltpilzgährung. Berichte der Deutsch. chemischen Gesellschaft. Bd. XI. — Reinke u. Berthold, Die Zersetzung der Kartoffel durch Pilze. Berlin, 1879.

[1] Die sogen. Käsegährung schrieb man früher mit Cohn fälschlich dem Heupilz zu.

ratur sehr schnell vor sich (in Dextrinlösung bei 30—35° z. B. in 10—18 Stunden, vom Beginn der Anschwellung der Stäbchen bis zur Ausbildung der Sporen gerechnet); für die Keimung erweist sich gleichfalls eine Wärme von 35—40° am günstigsten. Gegen höhere Temperaturen zeigen die Sporen weniger Resistenz, als *Bacterium subtile*. Der Buttersäurepilz kommt in zuckerhaltigen Pflanzentheilen, Gurken, Kohl, Gemüse etc. sowie im Käse spontan gewöhnlich erst dann zur Entwicklung, wenn der Zucker des Substrats von dem Milchsäurepilz, der wahrscheinlich nur eine Varietät des *Cl. butyricum* ist, zuvor in Milchsäure umgewandelt wurde. *Cl. butyricum* wandelt dann die Milchsäure in Buttersäure um. Das sogen. Reifen des Käses, wobei die weisse, fade und süsslich schmeckende Käsemasse ihren pikanten Geschmack und Geruch, ihr durchscheinendes Ansehen und gelbliche Färbung erhält, beruht auf diesem Prozess, ebenso die Bildung des Sauerkrauts und der sauren Gurken.

Da die Menge der Buttersäure, welche der Pilz erzeugt, schliesslich Wachsthum und Gährthätigkeit desselben bald hemmt, so fügt man der Cultur gleich beim Ansetzen etwas kohlensauren Kalk (in Form von Kreide) zu, um die Bildung von buttersaurem Kalk zu bewirken und so die Säure zu binden.

2. *Clostridium Polymyxa* Prazmowski.[1])

Auf gekochten Zuckerrüben und Kohlrüben bildet dieser Spaltpilz Gallertstöcke, welche knorpelige krause Massen von oft mehreren Centim. Durchmesser darstellen (Fig. 25), die eine gewisse Aehnlichkeit mit dem gleichfalls auf Zuckerrüben wachsenden *Leuconostoc mesenterioides* Cienk. und *Ascococcus Billrothii* Cohn darbieten, sodass sie makroskopisch leicht mit letzteren zu verwechseln sind.

In dieser Gallert sieht man Fäden liegen, welche aus längeren oder kürzeren Stäbchen bestehen. Wenn sie schliesslich zur Sporenbildung schreiten, so nehmen sie bezüglich der Form und der Art der Sporenbildung den Charakter von *Cl. butyricum* an. In zuckerhaltiger Nährlösung cultivirt, werden die Stäbchen schwärmfähig. Unter gewissen Ernährungsverhältnissen treten nach Prazmowski Involutionsformen in Form aufgeblähter Fäden, Stäbchen oder aufgeblähter Coccen (Fig. 5, 5 a b) auf. Letztere scheinen darauf hinzudeuten, dass der Pilz auch eine Coccenform besitzt. An der Oberfläche von Nährflüssigkeiten bildet der Pilz Zoogloeen in Form einer dicken Kahmhaut.

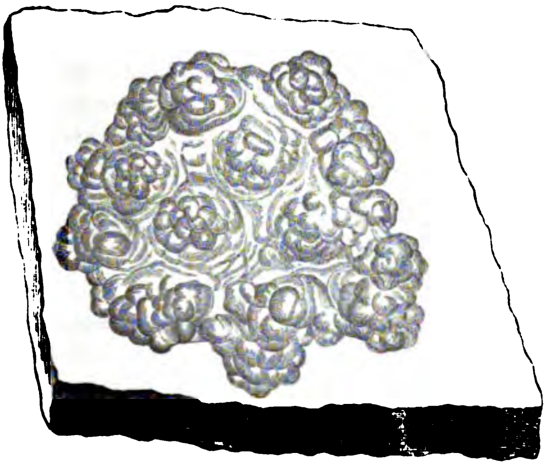


Fig. 25. (B. 312.)

Ein Rübenstück mit einer grossen Zoogloea von *Clostridium Polymyxa* (nat. Grösse).

Seine physiologischen Eigenschaften betreffend, ist zunächst hervorzuheben, dass er Gährwirkungen ausübt; doch kennt man die Gährprodukte zur Zeit noch nicht; man weiss nur, dass von flüchtigen Stoffen nur Kohlensäure und kein Wasserstoff entbunden wird. Zu seiner vegetativen Vermehrung und zur Sporenbildung bedarf er des atmosphärischen Sauerstoffes, doch kann er wie andere Gährungspilze nach eingetretener Vermehrung auch bei Luftabschluss seine Gährwirkungen äussern. Auch die übrigens genau wie bei *Cl. butyricum* erfolgende Keimung der Sporen erfordert Zutritt atmosphärischen Sauerstoffs.

---

[1]) Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte uud Fermentbildung einiger Bacterien-Arten. Leipzig, 1880. pag. 37.

In Dextrinlösung verläuft die Gährung ziemlich schwach, lebhafter in Aufgüssen von gekochten Kartoffeln oder Lupinensamen. Offenbar scheidet der Spaltpilz ein Ferment ab, welches wie das von *Cl. butyricum* Cellulose und Stärke zu lösen vermag. In Kartoffelaufguss cultivirt, lassen die Zellen bisweilen die gelöste Stärke andeutende Jodreaction erkennen, doch tritt sie nur schwach auf und stets nur in den bereits angeschwollenen Zellen vor der Fructification. Setzt man der Kartoffelcultur gelöste Stärke oder Amylodextrin zu, so tritt die Färbung stets auf. In stärkefreien Substraten dagegen bleibt sie stets aus.

III. Leptotricheen.

Genus I. Crenothrix.

Crenothrix Kühniana (Rabenhorst)[1]) = Brunnenfaden.

Vorkommen: Der von Kühn entdeckte und von Cohn und mir untersuchte Brunnenfaden ist, als einer der häufigsten Wasserpilze, in allen kleineren oder grösseren stehenden oder fliessenden Gewässern zu finden, welche einen gewissen Reichthum an organischen Substanzen besitzen, wenn er auch im Allgemeinen nicht so gemein und massenhaft auftritt, wie die *Beggiatoa alba*. Er wurde beobachtet in den Quellen mancher Bäder, in Brunnen, Fabrikabflüssen, Reservoiren und Röhren der Wasserleitungen, wo er bisweilen sich so massig entwickelt, dass das Wasser zum Trinken und für manche Industriezweige gänzlich unbrauchbar wird,[2]) in Drainirröhren u. s. w. Auch in Teichen, See'n und Flüssen wurde er von mir aufgefunden.

Künstlich lässt er sich erziehen in Aufgüssen todter Algen und in Aufgüssen, die mit thierischen Substanzen (z. B. Schweinsblase) hergestellt sind.

Der Pilz weist von Entwickelungszuständen die Coccen-, Stäbchen- und Fadenform auf. Die Coccen (a—f) stellen kleine Kügelchen von 1—6 mikr. Durchmesser dar. Sie vergallerten ihre Haut und vermehren sich durch fortgesetzte Zweitheilung, wobei die Gallerthüllen der Tochterzellen zunächst in die Gallerthüllen der Mutterzellen eingeschachtelt bleiben, bis später diese Structur durch Verschmelzung der gallertigen Hüllen verwischt wird. Die durch Zweitheilung und Vergallertung entstehenden Zoogloen sind meistens unregelmässig, von Kugel-, Läppchen-, Fadenform u. s. w., bald mikroskopisch winzig, bald bis 1 Centim. und darüber im grössten Durchmesser haltend (Fig. 26, g). In den grossen Reservoiren Berlins wurden sie in so ungeheuren Massen erzeugt, dass sie über mehr als die Hälfte der daselbst abgelagerten, mehrere Fuss tiefen Schlammmassen ausmachten. Anfangs vollkommen farblos, nehmen die Colonien durch Einlagerung von Eisenoxydhydrat ziegelrothe, olivengrüne oder dunkelbraune bis braunschwarze Färbung an, wodurch ihre Structur oft bis zur gänzlichen Unkenntlichkeit verdeckt wird.

---

[1]) Cohn, Ueber den Brunnenfaden (*Crenothrix polyspora*). Beitr. zur Biol. Bd. I. Heft I. pag. 108. — Zopf, Entwickelungsgeschichte über *Crenothrix polyspora*, die Ursache der Berliner Wassercalamität. Berlin, 1879. — Derselbe, Zur Morphologie der Spaltpflanzen. Leipzig, 1882.

[2]) In den Leitungen Berlins, Lille's und denen russischer Städte wurden dadurch schon grosse Calamitäten hervorgerufen. Die Pflanze ist aller Wahrscheinlichkeit nach ein Kosmopolit.

In Sumpfwasser cultivirt wachsen die Coccen der Colonien zu Stäbchen aus, welche durch fortgesetzte Zweitheilung Fäden (Fig. 26, g) bilden, die nach allen Seiten hin von der Zoogloea ausstrahlen. In einem gewissen Altersstadium zeigen sie deutliche Scheidenbildung (Fig. 26, o—r), wodurch sie sich von den Fäden der *Beggiatoa* wesentlich unterscheiden. Auch in diese Scheiden lagert sich Eisenoxydhydrat ein, welches dieselben rostroth bis dunkelbraun färbt und auch hier die Structur der Fäden unkenntlich macht. Behandlung mit Salzsäure lässt die Gliederung aber leicht wieder hervortreten. Die braunen Flocken, durch welche *Crenothrix* in den Wasserleitungen so starke Verunreinigungen hervorruft, bestehen zumeist aus solchen mit eisenhaltiger Scheide versehenen Fäden. Lagern sich Eisenflöckchen in dichter unregelmässiger Weise auf, so erhalten die Fäden knorriges Ansehen und sind in diesem Zustande spröde und zerbrechlich. Innerhalb der Scheide gehen die Stäbchen durch fortgesetzte Quertheilung in etwa isodiametrische Stücke über, die sich abrunden und nun Coccen darstellen, die meist relativ gross sind (Macrococcen) (Fig. 26, q). An weitlumigen Fäden aber können die Quertheilungen noch weiter vorschreiten, so dass die isodiametrischen Glieder in ganz niedrige Cylinderscheiben zerlegt werden (Fig. 26, r). In letzteren

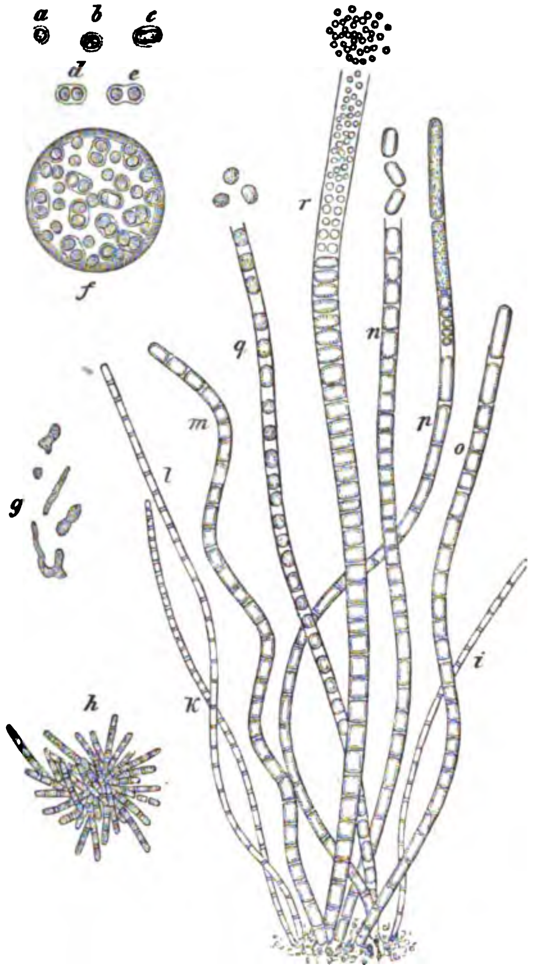


Fig. 26. (B. 318.)

Crenothrix Kühniana (Rabenh.); a—e 600:1. Coccen in verschiedenen Stadien der Theilung; f 600:1 kleine rundliche (leider zu scharf contourirte) Coccen-Zoogloea; g nat. Gr., Zoogloeen von verschiedener Form; h 600:1 Colonie von kurzen, aus stäbchenförmigen Zellen bestehenden Fäden, durch Auskeimung eines Coccenhäufchens entstanden; i—r Fadenformen, z. Th. gerade, z. Th. spiralig gekrümmt (l m) von sehr wechselnder Dicke, mehr oder minder ausgesprochenem Gegensatz von Basis und Spitze, verschiedenen Theilungsstadien ihrer Glieder und Scheidenbildung. Der bescheidete Faden r zeigt am Grunde Kurzstäbchen, die weiter nach oben in niedrige Cylinderstücke getheilt sind. An der Spitze sieht man die durch Längstheilungen der Cylinderscheiben entstandenen Coccen.

treten dann gewöhnlich noch parallel zur Achse des Fadens inserirte Längswände auf, wodurch jede cylindrische Scheibe in 2 resp. 4 kleine Coccen zerlegt wird (r). Es erfolgt also in solchen *Crenothrix*-Fäden eine Theilung der Glieder nach zwei resp. drei Richtungen des Raumes.

Die Coccenbildung schreitet im Allgemeinen in basipetaler Richtung vor, kann aber auch alle Theile des Fadens gleichzeitig ergreifen.

Durch die fortgesetzte Streckung und Theilung der Glieder innerhalb der Scheide wird ein solcher Druck gegen die Spitze der Scheide ausgeübt, dass dieselbe sich öffnet. Nun treten die Stäbchen resp. Coccen aus (n—r), z. T. mechanisch durch die weitere Streckung der im Faden zurückliegenden Zellen herausgeschoben, theils in Folge von Gleitbewegung, der die Wandung der Scheide als Stütze dient.[1] Bisweilen kommt es vor, dass die Scheide frühzeitig vergallertet und die Coccen und Stäbchen in ihr liegen bleiben. Sie keimen dann, die vergallerte Scheide durchbrechend zu Stäbchen und Fäden aus und der ursprüngliche Faden erscheint nun in Folge der zahlreichen von ihm ausstrahlenden secundären Fäden wie ein Pinsel oder eine Bürste. Auch an diesen secundären Fäden lässt sich wie an den aus den Zoogloeen hervorgewachsenen der Gegensatz von Basis und Spitze, sofern er sich in der Erweiterung der Fäden nach dem freien Ende hin documentirt, deutlich erkennen. Ausser den gewöhnlichen Fäden kommen auch spiralig gekrümmte (m) und spirulinenartige vor.

Die geraden sowohl als die spiraligen Fadenformen fragmentiren sich leicht, sowohl im bescheideten, als im unbescheideten Zustande. Die Spiralfragmente gehen aber, soweit die Beobachtungen reichen, niemals in den Schwärmzustand über. Ein solcher ist bisher nur für die Coccenform constatirt.

Was die physiologischen Eigenschaften und Wirkungen der *Crenothrix* betrifft, so sind unsere Kenntnisse darüber noch sehr mangelhaft. Es liegt dies an der Schwierigkeit, den Pilz in künstlichen Nährlösungen zu züchten. Doch steht es fest, dass er zu seiner Entwickelung durchaus des Sauerstoffs der Luft bedarf. Unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen producirt er durch auffällige Anschwellung charakterisirte Involutionsformen (Fig. 5, 1), die von Cohn früher als Sporen angesprochen wurden. Eine eigentliche Sporenform ist bis jetzt nicht aufgefunden, wahrscheinlich auch gar nicht vorhanden, da der Spaltpilz in den mit sehr dicker Gallertscheide versehenen Fäden ein den Sporen aequivalentes Schutzmittel gegen starke Temperaturschwankungen besitzt. Es ist erwiesen, dass solche stark bescheideten Fäden das Einfrieren bei — 10° R. sehr wohl ertragen können.[2]

Genus II. Beggiatoa (Trevisan).[3].

Die Repräsentanten dieser Gattung dürfen als typische Hydrophyten angesprochen werden, denn sie werden überall in süssen sowohl, als salzigen Gewässern angetroffen, an Stellen, wo organische Körper, Thier- oder Pflanzentheile in Fäulniss übergehen. Besonders üppig entwickeln sie sich in fliessenden oder stehenden Gewässern, welche Kloakenwasser oder Abfälle der Fabriken aufnehmen, sowie in Schwefelthermen, und bilden daselbst auf Schlamm oder auf thierischen und pflanzlichen Körpern bald milchweisse oder graue, bald rosenrothe, purpurrothe bis violette Ueberzüge. Der sogen. weisse oder todte Grund des Meeres (z. B. der Kieler Bucht) ist nach Engler mit einem dichten weissen Filz von Beggiatoen überwebt und dehnt sich oft auf weite Strecken hin aus, auch an bis 3 Meter tiefen Stellen. Teiche und kleine Buchten des Meeres sieht man oft in ihrer ganzen Ausdehnung roth gefärbt.

---

[1] Die mit Coccen erfüllten Scheiden als »Sporangien« zu bezeichnen, wie es früher geschah, ist nach dem jetzigen Stande der Spaltpilzkenntniss nicht mehr angängig.

[2] Nachträglich sei erwähnt, dass die von Giard (Compt. rend. 1882) gemachten Bemerkungen über die Entwickelungsgeschichte der Pflanze, sofern sie von dem Vorstehenden abweichen, unrichtig sind.

[3] Literatur: Trevisan, Prospetto della Flora Euganea. Ch. Morren, Recherches sur la rubéfaction des eaux. Acad. roy. de Bruxelles. Tome 14, 1841. Oersted, De regionibus marinis. 1844. — Cohn, Hedwigia, 1863. No. 12, pag. 80 und 1865, no 6, pag. 81. Derselbe, Ueber die Entstehung des Travertins in den Wasserfällen von Tivoli (Leonhard's Jahrbücher für Mineralogie, 1864. pag. 607. — Jahresbericht der schlesischen Gesellschaft für vaterl. Cultur.

Zum Zwecke der Gewinnung von Untersuchungsmaterial stellt man sich Infusionen von thierischen Theilen, z. B. Mehlwürmern, Schweinsblasenstückchen, faulenden Fischeiern (Froschlaich, Fleisch) oder von pflanzlichen wie abgestorbenen Algen (Spirogyren, Vaucherien, Cladophoren) mit Sumpfwasser oder gewöhnlichem Flusswasser her.

In ihren festsitzenden, bezüglich der Dicke sehr variablen und stets scheidenlosen Fäden lassen die Beggiatoen wie der Verfasser zeigte, deutlich einen Gegensatz von Basis und Spitze erkennen, indem sie sich nach oben allmählich etwas erweitern und am Grunde eine deutlichere Gliederung zeigen. Ausser geraden Fäden werden unter gewissen Nährverhältnissen spiralige gebildet: beiderlei Fäden zeigen starke Tendenz zur Fragmentirung. Spiralige Fragmente gehen, wie Verfasser darlegte, unter Umständen in den Schwärmzustand über und wurden früher als *Ophidomonas* beschrieben. In die Zellen der Beggiatoen wird wie Cramer zeigte, Schwefel eingelagert in Form stark lichtbrechender, daher dunkel contourirter Körnchen. Durch dieses Moment sind die Beggiatoenzustände von den Zuständen anderer Spaltpilze leicht zu unterscheiden.[1])

Wie schon Cohn vermuthete, können die Beggiatoen Schwefelverbindungen, vor allem schwefelsaures Natron, die besonders in Fabrikabwässern und Schwefelthermen reichlich vorhanden sind, zerlegen und so die reiche Entwicklung von Schwefelwasserstoff bedingen, ein Factum was Lothar Meyer zuerst experimentell sicher stellte. Das mit Schwefelwasserstoff geschwängerte Wasser der Fabrikabflüsse scheint, in die Flüsse geleitet, die Fische zu belästigen, resp. zu tödten; und der »todte« Grund des Meeres hat seinen Namen von den Fischern daher erhalten, weil solche Stellen von den Fischen gemieden werden.

Die Gleitbewegung und Flexilität der Fadenfragmente, der wir auch bei anderen Spaltpilzen begegnen, ist bei den Beggiatoen besonders auffallend. In

---

1874. — Beiträge zur Biologie I. Heft 3, pag. 172 ff. — Beiträge zur Physiologie der Phycochromaceen und Florideen in Max Schultze's Archiv, III. — Cramer in Chr. Müller's Chemisch-physikalische Beschreibung der Thermen von Baden in der Schweiz. Baden, 1870. — Lankester, On a Peach-coloured Bacterium. Bacterium rubescens. Quarterly Journal of microscop. science. New series vol. 13. 1873. Further Observations on a Peach-coloured Bacterium, ebenda vol. XVI. 1876. — Warming, Om nogle ved Danmarks kyster levende Bacterier, in Videnskabl. Medd. fra d. naturh. Forening i Kjöbenhavn, 1875. (Französisches Resumé.) — Zopf, Zur Morphologie der Spaltpflanzen. Leipzig, 1882. pag. 21 ff. — Vergl. auch Lothar Meyer, Chemische Untersuchung der Thermen zu Landeck in der Grafschaft Glatz. Journ. f. prakt. Chemie, XCI. u. Winter, Die Pilze (in Rabenh. Kryptog. Flora. pag. 57. Engler, Pilzvegetation des weissen oder todten Grundes in der Kieler Bucht (Bericht der Commission zur Erforschung deutscher Meere, 1881).

[1]) Genaueres über die Schwefelkörnchen s. pag. 13.

heissen Quellen findet man sie noch bei einer Temperatur von 55° C. und darüber in üppiger Entwicklung,[1] ein Gleiches kann man beobachten an seichten stinkenden Fabrikabflüssen, wenn diese bereits mit einer Eisdecke überzogen sind. Hiernach besitzen die Pilze offenbar die Fähigkeit sich ziemlich extremen Temperaturen noch anzupassen.

1. *Beggiatoa alba* (VAUCH.).[2]

Sie repräsentirt den nächst *Cladothrix* gemeinsten Wasserspaltpilz. In auffälligen Mengen kann man sie beobachten in den Abflüssen der Fabriken, namentlich in den Abwässern der Zuckerfabriken, der Gerbereien etc. und in den Schwefelthermen. In oscillarienartiger Geselligkeit vorkommend überspinnen ihre Fäden unter ruhigen Verhältnissen die Schlammmassen oft auf weite Strecken hin mit einer mehr oder minder continuirlichen, milchweissen, weissgrauen oder schmutzig gelblich-weissen Decke (Barégine oder Glairine genannt und einen wesentlichen Theil des Badeschleims bildend).

Im angewachsenen Zustande findet man ihre Fäden an faulenden Algen und höheren Wasserpflanzen, an todten Insekten und ähnlichen Substraten. Solche angewachsene Fäden allein eignen sich für das Studium des Fadencharakters; die freien Fäden stellen blosse Fragmente vollständiger Fäden dar.

Beachtenswerth ist die Variabilität der Fäden bezüglich des Dickendurchmessers. Zwischen haarfeinen, jüngeren (höchstens 1 mikr. messenden) und sehr dicken älteren (von 5 mikr. Diameter und darüber), finden sich alle Mittelstufen; ein Factum, das man früher nicht beachtete und darum je nach der Fadendicke besondere Species unterschied.[3]

Auch der Schwefelgehalt der Fäden ist kein constanter. Junge dünne Fäden besitzen oft nur wenige (Fig. 27, d 4) oder nur ein einziges Schwefelkorn, ja sie können vollständig schwefelfrei sein; ältere dagegen sind meist schwefelreich, bald mit gröberen, bald mit feineren Körnchen dieser Substanz versehen (1 a 2). Doch vermisst man bisweilen auch an älteren Fäden und zwar an der Basis jede Schwefeleinlagerung.

Was die Struktur der Fäden betrifft, so lässt sich an festsitzenden Individuen eine Gliederung in Langstäbchen resp. Kurzstäbchen oder Coccen in der Regel schon ohne Eingreifen mit Reagentien constatiren, jedoch meistens nur am schmäleren basalen Theile der Fäden, zumal bei mangelndem Schwefelgehalt (1 —d). In dem reichlicher Schwefel einlagernden Endtheile der Fäden fehlt fast durchweg jede Andeutung von Querwänden. Um auch hier den Nachweis der Gliederung führen zu können greift man am besten zu alkoholischen Anilinfarbenlösungen (Methylviolett, Fuchsin, Vesuvin), oder, wie Engler angiebt, zu erhitztem Glycerin, nach Cramer auch zu schwefligsaurem Natron.

---

[1] Von dieser Beobachtung aus hat sich COHN zur Aufstellung der Hypothese veranlasst gesehen, dass die Beggiatoen (nebst den Oscillarien, die unter denselben Bedingungen noch sehr vermehrungsfähig sind) als die ersten pflanzlichen Bewohner des auf etwa 60° C. abgekühlten Urmeeres anzusprechen seien. Natürlicher erscheint dem Verfasser die Annahme, dass den Beggiatoen die Fähigkeit in heissem Wasser zu wachsen, nicht ursprünglich eigen war, sondern dass sie dieselbe allmählich durch Adaptation erlangt haben, indem sie von den unteren abgekühlten Stellen der Abflüsse heisser Gewässer aus nach der Quelle zuwanderten.

[2] Vergl. ausser der angegebenen Literatur noch ENGLER, Pilzvegetation des weissen oder todten Grundes.

[3] Solche nunmehr endlich fällen zu lassende Arten sind: *Beggiatoa nivea* RABENH., *B. leptomitiformis* MENEGH., *B. tigrina* RABENH., *B. marina* COHN. Vergl. WINTER: Die Pilze (RABENH. Kryptog. Flora, pag. 58.)

Bei der Theilung in isodiametrische Stücke (Coccen) bleiben nur die dünneren Fäden stehen (7). Die Coccen runden sich später soweit gegeneinader ab, dass sie sich trennen. In dickeren Fäden aber gehen die Theilungen noch einen Schritt weiter, was sich nur mittelst jener Reagentien feststellen lässt; die isodiametrischen Zellen theilen sich nämlich durch Querwände weiter in niedrige Scheibenstücke (Fig. 27, 8), und in diesen treten schliesslich unter Umständen nochmals Wände auf, aber diesmal senkrecht zu der vorigen Theilungsrichtung, aber parallel zur Längsachse des Fadens. So wird jede Scheibe in 2 Halbscheiben und schliesslich in 4 Quadranten zerlegt, die sich später zu kugeligen oder ellipsoidischen Coccen abrunden. Zur Zeit dieser Coccenbildung sind die Zellchen meist schwefelreich. Sie enthalten ein oder wenige grössere Schwefelkörnchen.

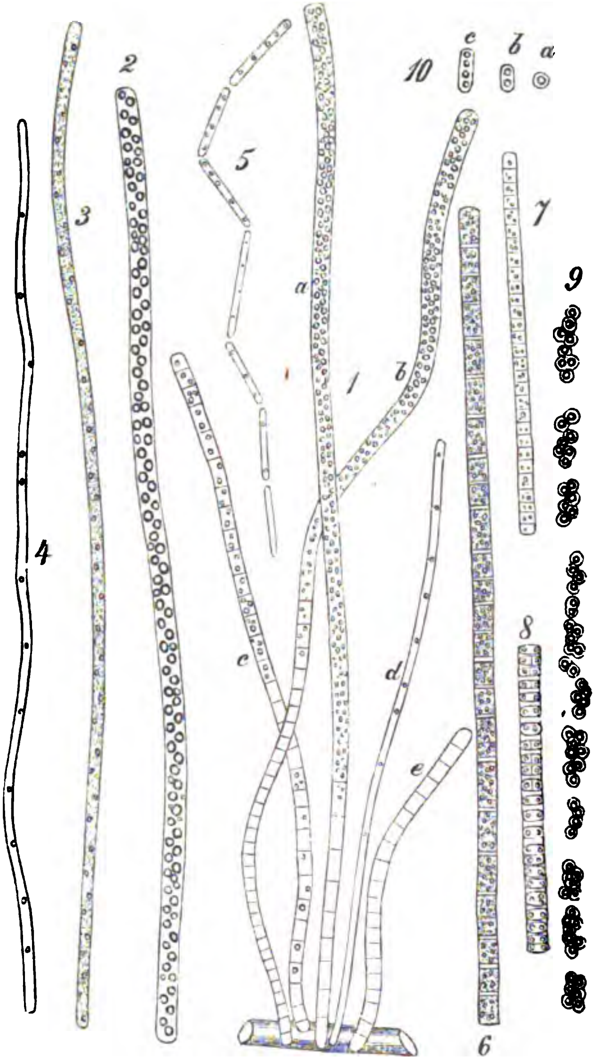
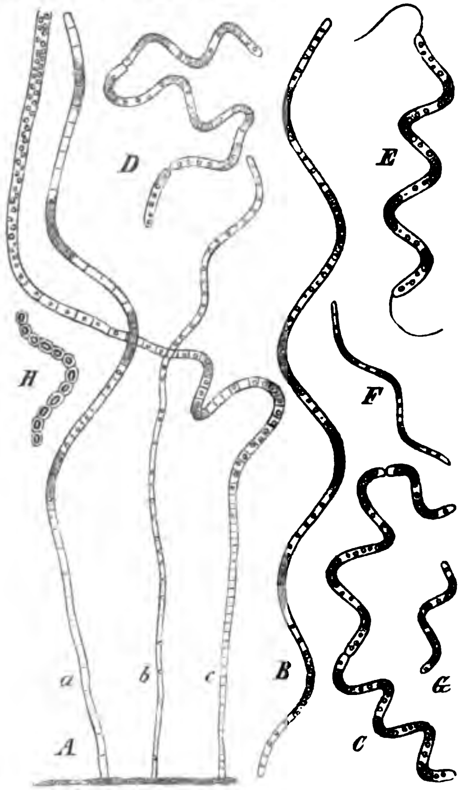


Fig. 27. (B. 314.)

Beggiatoa alba 1. (540 : 1). Gruppe festsitzender Fäden. a u. b mit deutlichem Gegensatz von Basis und Spitze, am Grunde deutliche Quertheilung in längere a und kürzere b Glieder zeigend und hier schwefelfrei. c Basales Fragment, Schwefelkörnchen spärlich. 2—5. (900 : 1). Fadenfragmente von verschiedener Dicke und verschiedenem Schwefelgehalt; 5 in lebhafter Fragmentirung begriffen. 6—8. (900 : 1), mit Methylviolettlösung behandelte Fäden, deutliche Gliederung in Längsstäbchen und Kurzstäbchen (6) in Coccen (7) in niedrige Scheiben und Coccen (8) zeigend. 9. (900 : 1), in Isolirung begriffene Coccen. 10. (900 : 1). Schwärmende Zustände (a Coccen, b c Stäbchen). (Nach der Natur).

Nach ihrer Ausbildung und Abrundung bleiben die Coccen noch längere oder kürzere Zeit bei einander liegen (9), bis sie sich schliesslich trennen. Unter gewissen Ernährungsverhältnissen gehen sie in den Schwärmzustand über, der sehr lebhaft ist, und setzen sich dann, zur Ruhe kommend in Gruppen an Algenfäden oder sonstige Gegenstände im Wasser fest, dieselben oft ganz überziehend und schwärzlich färbend. Sie vermehren sich durch fortgesetzte Zweitheilung, die auch schon beim Schwärmen zu constatiren ist und bilden kleinere oder grössere Zoogloeenhäufchen von unregelmässiger Form. Unter gewissen Verhältnissen wachsen sie zu Stäbchen (10 b), theils geraden, theils vibrionenartig gekrümmten aus, die gleichfalls ein Schwärmstadium eingehen können. Zur Ruhe gelangt wachsen sie zu Fäden aus.

Ausser allen diesen Entwicklungsverhältnissen wurde von mir der Umstand beobachtet, dass sich die Fäden entweder am terminalen Theile oder intercalar oder in ihrem ganzen Verlauf zur Spiralform krümmen können (Fig. 28, A—G). Die durch Abknickung frei gewordenen Spiralstücke erlangen unter besonderen Verhältnissen Schwärmfähigkeit. Ihre Schwärmbewegung wird durch Cilien vermittelt, die einzeln an jedem Pole auftreten und schon ohne Reagentien nachweisbar sind (E). Man hat die Schwärmschrauben früher unter dem Genus *Ophidomonas* beschrieben.



(B. 315.) Fig. 28.

Beggiatoa alba (540 : 1). A Gruppe festsitzender, partiell gewundener, an der Basis deutlich gegliederter Fäden. B Ein in seiner ganzen Ausdehnung spiralig gewundener Faden. C D Schraubenstücke, die sich von Fäden abgegliedert haben, unbeweglich und in der Fragmentirung begriffen. E Schrauben-Schwärmer von Spirillenform, an beiden Polen mit je einer Geissel versehen. F G dünnere und kleinere Schraubenformen. H eine Schraube, welche Gliederung zeigt.

Ihre Fadendicke wechselt wie die Fadendicke der Mutterfäden, von denen sie ihren Ursprung herleiten; eben so variabel ist ihr Schwefelgehalt und Durchmesser wie Höhe ihrer Windungen (B—G). Durch Fragmentirung (D) bilden sie Schraubenstücke, welche für sich weiter schwärmen können. Ihrem Ursprunge von gegliederten Beggiatoa - Fäden gemäss zeigen die Schraubenzustände die nämliche Gliederung in Stäbchen und Coccen (H), wie jene, doch ist dieselbe meistens schwierig und meistens nur mittelst Reagentien oder nach Cultur in Wasser nachweisbar, und so geschah es, dass man die Schrauben früher für einzellig hielt. Die gewöhnlichen geraden Fäden zeigen gleichfalls eine starke Tendenz zur Fragmentirung in längere oder kürzere Stücke (Fig. 27, 5), die je nach dem Schwefelgehalt der verschiedenen Stellen des Mutterfadens bald schwefelreich, bald schwefelarm, bald ganz schwefelfrei erscheinen (Fig. 27, 5) und in letzterem Falle vom Unkundigen für nicht zu *Begg. alba* gehörige Zustände gehalten werden können. Sie gehen, wie es scheint, niemals in den Schwärmzustand über.

Die geraden, wie die schraubigen (nicht im Schwärmzustande begriffenen) Fragmente zeigen grosse Flexilität und kriechende Bewegungen. Die flexilen Fäden machen sehr energische oft vielfach verschlungene Biegungen und erscheinen oft zierlich haarflechtenförmig (Spirulinenform Fig. 1, l).

Nachträglich sei hinzugefügt, dass ich an Material einer von *Begg. alba* nicht zu unterscheidenden *Beggiatoa* die mir von Warming von der dänischen Küste gesandt wurde, beobachtete, wie schon die stäbchenförmigen Glieder der Fäden nach gegenseitiger Abrundung sich isoliren und in den Schwärmzustand übergehen können.

2. *Beggiatoa roseo-persicina* Zopf.1)

Sie tritt auf im süssen und salzigen Wasser an Stellen, wo vegetabilische oder thierische Theile im Faulen begriffen sind und versieht beiderlei Substrate mit rosenrothen, bluthrothen, violetten oder violettbraunen Ueberzügen. In schwimmenden Algenwatten (z. B. von *Vaucheria)* bildet sie oft ausgedehnte Nester. Wenn auch nicht so verbreitet wie *Beggiatoa alba* kommt sie doch häufig in grosser Massenhaftigkeit vor, so dass sie ganze Gräben, Sümpfe und grössere Teiche erfüllen kann, dieselben bluthroth färbend. An den Meeresküsten (z. B. von Dänemark) entwickelt sie sich zwischen den ausgeworfenen Zosteren-Massen gleichfalls in auffallender Menge.

Was die Morphologie der rothen *Beggiatoa* anlangt, so erzeugt sie dieselben Entwicklungsformen wie *B. alba*, nämlich: Coccen-, Stäbchen-, Faden- und Schraubenformen.

Die Fadenform stimmt in ihrem Bau so vollständig mit der von *B. alba* überein, dass sie sich im Grunde nur durch die rothe bis violette Färbung unterscheidet.

Dagegen entwickeln sich die in den Fäden gebildeten, durch Abrundung frei werdenden Coccen durch fortgesetzte Zweitheilung zu charakteristischen, eine grosse Mannigfaltigkeit in der Configuration zeigenden Zoogloeen.

Die bekannteste dieser Formen ist die früher als besondere Algenart *(Clathrocystis roseo-persicina)* von Cohn beschriebene Netzform. Daneben kommen regelmässig kugelige, eiförmige, sowie unregelmässige Colonien von gelappter, verzweigter etc. Form vor. Dabei erscheinen die Colonien bald wenig, bald stark vergallertet. Die Coccen-Einschlüsse, anfangs klein, vergrössern sich später zu Macrococcen und werden schwefelreicher.

Aus den Coccen entwickeln sich in den Colonien unter gewissen Bedingungen Stäbchen, welche nicht selten vibrioartige Krümmung annehmen. Besondere Ernährungsverhältnisse vorausgesetzt, schwärmen sowohl die Coccen als die Stäbchen nach dem Zerfliessen der Gallerthülle aus.2) Die kürzeren Stäbchen wachsen zu längeren aus und bilden durch Aneinanderreihung Fäden.

---

1) Literatur: Lancaster, On a Peach-coloured Bacterium — Bacterium rubescens. Quart. Journ. of microscop. science. New series, vol. 13 (1873). pag. 408. — Further Observations on a Peach- or Red-coloured Bacterium, ebenda vol. XVI. 1876. — Warming, Om nogle ved Danmarks kyster levende Bacterier, in Vidensk. Medd. fra d. nat. Forening i Kjöbenhavn, 1875. (Resumé). — Morren, Recherches sur la rubéfaction des eaux. Nouv. mém. de l'acad. roy. de Bruxelles. Tom. XIV. (1841). — Weise, Monas Okenii. Bull. phys.-mathem. de St. Pétersbourg III. 1845. — Cohn, Beiträge I., Heft III. — Giard, Etude sur une bactérie chromogéne des eaux de rouissage du lin, Revue de sc. nat. Tome V. 1877. — W. Zopf, Zur Morphologie der Spaltpflanzen. Leipzig, 1882. pag. 30. — Winter, in Rabh. Kryptogamen-Flora. pag. 48. unter Cohnia. Vergl. auch Engler l. c.

2) Die Coccen-, Stäbchen-, Vibrionen- sowie kürzere Fadenformen unterschied man früher als besondere Arten: *Bacterium sulfuratum, Merismopedia littoralis* u. *Reitenbachii, Monas vinosa, M. Warmingii, Monas erubescens, Bacterium rubescens, Monas Okenii, Spirillum violaceum, Monas gracilis, Rhabdomonas rosea* etc.

Wie bei *Beggiatoa alba* können auch bei vorliegender Species unter gewissen Ernährungsbedingungen die Fäden partielle oder totale Schraubenbildung zeigen, sowie die Schrauben sich abgliedern und schwärmfähig werden. Sie stellen in diesem Zustande die *Ophidomonas sanguinea* EHRENBERG's dar.

Physiologisch ist *B. rosea-persicina* durch die Bildung ihres rothen, im Inhalt befindlichen Farbstoffes, des Bacteriopurpurins bekannt.[1])

3. *Beggiatoa mirabilis* COHN.[2])

Sie lebt im Meerwasser wo ihre hyalinen Fäden den Schlamm sowohl als faulende Algen, Seegras und faulende Thierkörper mit einem weissen Ueberzuge versehen. An den dänischen und norwegischen Küsten ist sie nach WARMING eine ganz gemeine Erscheinung.

Ueber ihren Entwicklungsgang herrscht noch vollständige Unkenntniss. Von allen anderen Beggiatoen durch den bedeutenden Querdurchmesser bis etwa 30 mikr.) unterschieden zeigen die Fäden zunächst Gliederung in nahezu isodiametrische Stücke, dann in niedrige Cylinderscheiben. Da, wo Scheidewände nicht deutlich wahrzunehmen sind, deutet schon die Gruppirung der Schwefelkörnchen solche an. Wie COHN und WARMING wohl ganz richtig vermuthen, dürften die kugeligen rundlichen, oft in Zweitheilung begriffenen Zellen, welche man zwischen den Beggiatoenfäden umherrollen sieht und die genau denselben Inhalt haben, wie letztere, anzusprechen seien als isolirte Glieder der *Beggiatoa*, als Macrococcen (*Monas Mülleri* WARM). Ob Spiralschwärmer vorkommen ist noch nicht festgestellt.

Genus III. Phragmidiothrix. ENGLER.[3])

1. *Phragmidiothrix multiseptata* ENGLER.

Dieser Meeres-Spaltpilz, von ENGLER in der Kieler Bucht entdeckt, siedelt sich auf *Gammarus Locusta* an. Seine 3—6 mikr. dicken Fäden erscheinen durch Querwände in sehr niedrige Cylinderscheiben gegliedert, deren Höhe 4—6 mal geringer ist, als der Querdurchmesser. In diesen Scheiben können nun Längstheilungen nach 2 und mehreren Richtungen auftreten, durch welche sie zunächst in Halbscheiben, dann in Scheiben-Quadranten und endlich in noch kleinere Stücke verlegt werden, die sich schliesslich abrunden, Coccen darstellend, deren wahrscheinliche Isolirung noch nicht beobachtet wurde. Offenbar gehen aus diesen Coccen wieder zunächst sehr dünne, dann immer breiter werdende Fäden hervor.

Ausser durch die weitgehenden Theilungen charakterisirt sich *Phragmidiothrix* den Beggiatoen gegenüber durch den Schwefelmangel, Crenothrix gegenüber durch den Mangel einer Scheide. Jedenfalls hat man es mit einem höchst eigenartigen Spaltpilze zu thun, dessen Entwicklung eingehend studirt zu werden verdiente.

Genus IV. Leptothrix.

1. *Leptothrix buccalis* ROBIN = Pilz der Zahncaries.[4])

Bewohnt die Mundhöhle des Menschen und carnivorer, seltener phytophager Säugethiere, woselbst er als Saprophyt auf der Schleimhaut und im Zahnbelag vegetirt, auch im Zahnstein zu finden ist. Unter gewissen Voraussetzungen indessen gewinnt er parasitische Angriffskraft auf die Zahngewebe und ruft in ihnen eine eigenthümliche Krankheit hervor, welche in einem Morsch- und Hohlwerden des Zahns ihren Ausdruck findet und als Zahnfäule oder Zahncaries *(Caries dentium)* allgemein bekannt ist. Wie Dr. W. Miller mit mir nachwies, findet sich der Pilz auch im Weinstein der Zähne ägyptischer Mumien, wo er sich nach Auflösung des Kalkes durch Säuren leicht nachweisen lässt.

---

[1]) Vergl. das auf pag. 14 unter »Farbstoffe« Gesagte.

[2]) Hedwigia, 1865, pag. 81. — Beiträge zur Physiologie Phycochromaceen und Florideen (MAX SCHULTZE's Archiv, III. — WARMING, Om nogle ved Danmarks Kyster levende Bacterier. Resumé, pag. 15.

[3]) Ueber die Pilzvegetation des weissen oder todten Grundes in der Kieler Bucht.

[4]) Literatur: ROBIN, Histoire nat. des végét. parasit. pag. 345. — LEBER u. ROTTENSTEIN,

Er bildet in seinen Fäden Langstäbchen, Kurzstäbchen und endlich Coccen. Oft sind diese Formen gleichzeitig am selbigen Faden nachweisbar. Durch fortgesetzte Zweitheilung sich vermehrend und durch ihre gallertige Membran verbunden bleibend, formiren die Coccen Zoogloeen, welche unregelmässige Haufen darstellen. Wachsen solche Haufen wiederum zu Fäden aus, so bilden letztere ein strahliges Büschel.

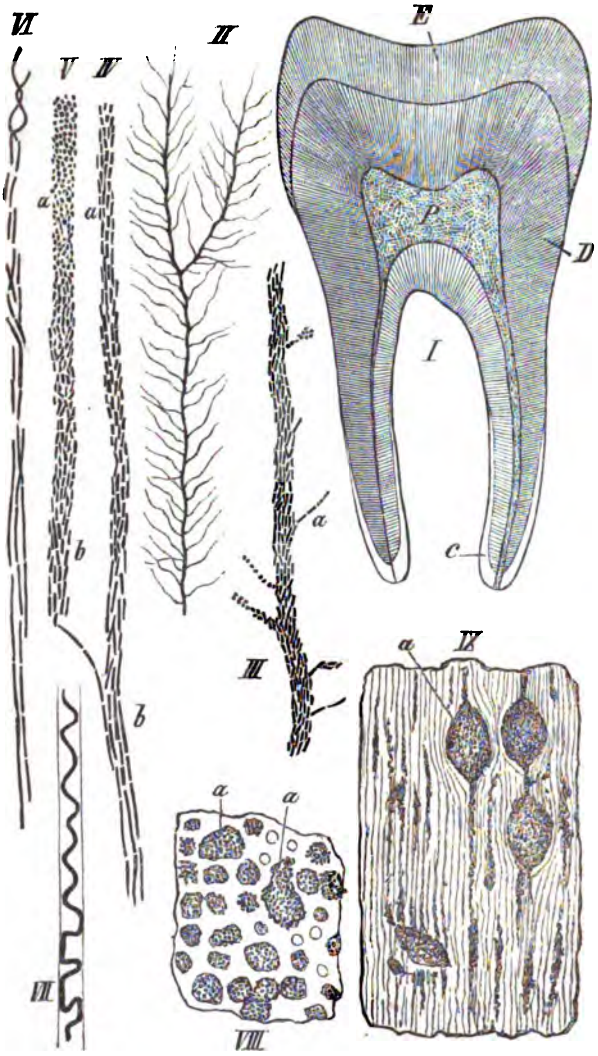
Ein Gegensatz von Basis und Spitze lässt sich an solchen festsitzenden Fäden, die übrigens sehr verschiedene Durchmesser haben, leicht nachweisen. Fragmentirung der Fäden in längere und kürzere Stücke erfolgt natürlich auch hier. In manchen Fällen nehmen die Fäden, entweder an localisirten Stellen oder in ihrem ganzen Verlauf spiralige Krümmung an, und die Fragmente solcher Fäden stellen Spirillen-, Vibrionen- oder Spirochaeten-artige Formen dar. Letztere, bekanntlich im Munde sehr häufig und durch fortgesetzte Verlängerung und Fragmentirung ihre Zahl vermehrend, wurden bisher als *Spirochaete buccalis* bezeichnet.

Wie Miller zeigte, geht der Pilz auch in die Zahngewebe hinein. Der Zahn besteht bekanntlich aus vier, einander concentrisch umgebenden Schichten: 1. dem Zahnbein (Dentine) (Fig. 29, I, D), welches den überwiegendsten Theil der Zahnmasse darstellt und dem Zahne die bekannte Form verleiht. Sein Gewebe wird durchzogen von Kanälchen (Dentinkanälchen), welche radiale Stellung zum Centrum des Zahnes zeigen und reich verzweigt sind. Dieses Gewebe ist ausserdem incrustirt mit Kalksalzen. 2. aus der vom Zahnbein umschlossenen Pulpa (I, P), welche aus Bindegewebe besteht, mit Nerven und Gefässen. An ihrem peripherischen Theile liegen die als Odontoblasten bezeichneten Zellen, deren Zweige (Fibrillen) in die Dentinkanälchen hineingesandt werden. 3. aus dem Schmelz (I, E), der das Zahnbein, soweit es aus der Alveole herausragt, mit einer dünnen Schicht überkleidet und durch Einlagerung von Fluorcalcium in seine prismatischen Zellen besondere Härte erlangt, und 4. aus der Cementschicht (I, c), welche den im Kiefer steckenden Theil des Zahnbeins (die Wurzeln) überzieht und aus Knochenkörperchen besteht.

Nach den Untersuchungen Miller's liegt die Hauptbedingung für das Eindringen des Pilzes in der vorausgehenden Entkalkung des Schmelzes und Zahnbeins. Diese Entkalkung wird bewerkstelligt durch Säuren, welche sich bilden, wenn Speichel mit Speiseresten (Brod, Fleisch) in Berührung kommt, oder wenn im Mundbelag befindliche Spaltpilze Gährthätigkeit entwickeln. Da sich die Speisereste in den Interstitien der Zähne und (namentlich bei Backzähnen) auch an der Kaufläche, und zwar in Fissuren des Schmelzes festsetzen, so werden die Zähne zuerst an diesen Stellen entkalkt, und von hier aus erfolgt auch das Eindringen des Pilzes. Er wuchert in den Dentinekanälchen entlang,

---

Untersuchungen über Caries der Zähne. Berlin, 1867. — Baume, Odontologische Forschungen, II pag. 120—191. — W. Miller, Der Einfluss von Microorganismen auf die Caries der menschlichen Zähne. (Archiv für experimentelle Pathologie. Bd. XVI. 1882).



(B. 316.) Fig. 29.

I Zahn im Längsschnitt, schwach vergrössert. E Elfenbeinschicht, D Zahnbein (Dentine), P Pulpa, C Cementschicht. II Verzweigtes Zahnkanälchen (normal). III Stück eines verzweigten Zahnkanälchens mit Kurzstäbchen erfüllt; in den Seitenzweigen Kurzstäbchen und Coccen (z. B. bei a). IV Kanälchen, welches am Ende a Kurzstäbchen, weiter zurück Langstäbchen (b) enthält. V Kanälchen, das oben (a) mit Coccen, unten (b) mit Kurzstäbchen versehen. VI Kanälchen (dessen Wandung nicht gezeichnet), unten mit leptothrixartigen Fäden, oben mit Langstäbchen und schraubig gekrümmten Fäden. VII Spirillenartiger Faden, z. Th. unregelmässig und den Raumverhältnissen des Kanälchens sich accomodirend. VIII Querschnitt durch einen cariösen Zahn, die Kanälchen auf dem Durchschnitt zeigend. Sie sind bereits durch die Pilzwucherung erweitert, an einzelnen Stellen (a) schon verschmolzen. IX Längsschnitt durch krankes Zahnbein. a Stellen, wo sich grosse Massen des Spaltpilzes gebildet haben.

zerstört die Fibrillen und gelangt schliesslich bis in die Pulpa hinein, auch diese zerstörend. In den Dentinekanälchen, wie in der Pulpa bildet er Langstäbchen (IV, b), Kurzstäbchen (IV a, V b, III) und Coccen (V a), die *Leptothrix*-Form und Schrauben-Formen (VI, VII), also dieselben Zustände, wie im Zahnschleim. In der Höhlung des Zahnes und an den peripherischen Theilen desselben herrscht die *Leptothrix*-Form nebst Coccen vor, in den Kanälchen dagegen überwiegt die Coccen- und Stäbchenform. Oft sind die Stäbchen in der ganzen Ausdehnung der Dentinekanälchen vibrionenartig gebogen. Häufig treten die Coccen-, Stäbchen- und Fadenformen in zonenartiger Reihenfolge in den Kanälchen auf (IV, V) VI). Die Stäbchen schieben sich selbst in die feinsten Verzweigungen der letzteren hinein III a), um auch hier schliesslich in Coccen zu zerfallen (III).

In den Dentinekanälchen und ihren Seitenzweigen erfolgt die Vermehrung der Stäbchen und namentlich der Coccenform durch fortgesetzte Zweitheilung bis zu dem Grade, dass die Kanälchen zunächst allseitig stark erweitert werden, später aber tritt eine mehr localisirte Wucherung der Pilzelemente derartig intensiv auf, dass grosse Klumpen derselben entstehen, welche das Gewebe unterbrechen. Man kann sich hiervon sowohl auf Längs- (IX) als auf Querschnitten

(VIII) des Zahnes überzeugen. Endlich werden die Wucherungen so gross, dass sie mit anderen sich berühren und verschmelzen (VIII a). Auf diesem Wege werden immer grössere Lücken im Zahnbein gebildet, und dasselbe erscheint nunmehr morsch, cariös.

Die Fibrillen der Dentinekanälchen sowie die Pulpa werden in starke Fäulniss versetzt, die sich in den bekannten üblen Gerüchen kundgiebt.

Die oben für *Bacterium Pastorianum* (Hansen), *Clostridium butyricum* und *Polymyxa* angegebene Blaufärbung durch Jod kommt auch bei vorliegendem Pilze der Regel nach, wenn auch nicht immer vor.[1]

Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass der ursprüngliche Vegetationsheerd des Pilzes ausserhalb der Mundhöhle zu suchen ist. Vielleicht führen wir ihn mit dem Wasser und mit den thierischen oder pflanzlichen Nahrungsmitteln ein.

IV. Cladothricheen.

Genus I. Cladothrix.

1. *Cladothrix dichotoma* Cohn.[2] Zweighaar.

Dieser gemeinste aller Wasserspaltpilze lebt in allen stehenden und fliessenden Gewässern, welche mehr oder minder reich an organischen Substanzen sind, und findet sich fast stets in Gesellschaft von Beggiatoen. In den Abwässern von Fabriken (besonders Zuckerfabriken), Gerbereien kommt er oft zu massenhafter Entwickelung, verunreinigt auch nicht selten die Wasserleitungen (namentlich in Russland) und füllt Bäche an stagnirenden Stellen oft total aus. Besonders auffallend für das Auge wird seine Vegetation, wenn die fädigen Zustände durch Eisenoxydhydrat Rostfarbe annehmen.

Künstlich erzieht man ihn in Aufgüssen von faulenden Algen und anderen Pflanzen, stinkenden Schlammmassen, Fischeiern, Fleisch, Insekten etc., die mit Fluss- oder Sumpfwasser angestellt werden.

Der Spaltpilz tritt an Algen und thierischen Substraten in Form kleiner 1–3 Millimeter hoher Räschen, sonst auch in schwimmenden Flöckchen auf.

Seine Entwickelung führt von der Coccenform aus zur Stäbchenform, von dieser zu feinen Fäden. Letztere sind anfangs einfach und wurden früher als besondere Art *(Leptothrix parasitica* Kützing oder (wenn sie durch Eisenoxydhydrat gefärbt sind) als *Leptothrix ochracea* Kützing) beschrieben. Später gehen sie nach Art gewisser Spaltalgen *(Tolypothrix)* Pseudoverzweigungen ein (Fig. 3), indem einzelne Stäbchen seitwärts ausbiegen (Fig. 3, a b c) und durch fortgesetzte Theilung sich zu Fäden verlängern. Bei ungestörter Vegetation erlangen die Zweigsysteme, die weder bei der Gruppe der Bacteriaceen, noch bei den Leptothricheen zu finden sind, ziemlich bedeutende Ausdehnung. Zunächst erscheinen die Fäden in Langstäbchen, später in Kurzstäbchen und endlich in Coccen gegliedert; doch hat man bisweilen zur Sichtbarmachung dieser Structur zu den früher erwähnten Abtödtungsmitteln zu greifen, besonders dann, wenn die in bekannter Weise sich bildende Scheide ziemliche Dicke erreicht und dabei durch Eisenoxydhydrat gelbe, rostrothe, olivengrüne oder selbst dunkelbraune Färbung annimmt.

---

[1] Bisweilen bahnt nach Miller dem Zahnpilze ein *Saccharomyces Mycoderma*-artiger Sprosspilz den Weg, indem er, sich in das Zahngewebe einbohrend dasselbe entkalkt und durchlöchert.

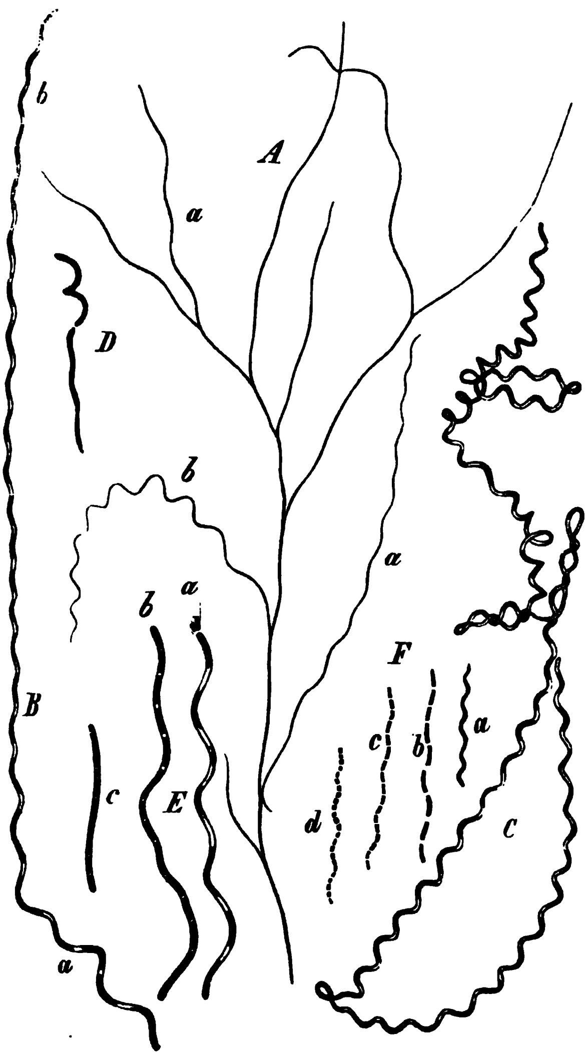
[2] Cohn, Untersuchungen über Bacterien, in Beitr. z. Biol. Bd. I. Heft III. pag. 185. Cienkowski, Zur Morphologie der Bacterien. Petersburg 1876. W. Zopf, Zur Morphologie der Spaltpflanzen. I. Zur Morphologie der Spaltpilze. pag. 1 u. ff.

Die Glieder der Fäden wandern in der Regel aus der Scheide aus, entweder in Folge der Streckung und Theilung der weiter zurückliegenden Glieder herausgedrängt, oder in Folge ihrer Eigenbewegung. Sie treten entweder isolirt aus oder zu Reihen (Hormogonien) verbunden.

Bisweilen keimen die Coccen noch in der Scheide liegend zu Stäbchen und sodann zu *Leptothrix*-Fäden aus, ähnlich wie bei *Crenothrix*. Unter gewissen Verhältnissen lösen sich Zweigstücke der Pflanze ab und nehmen eigenthümliche Gleitbewegungen an.

Unter gewissen anderen Bedingungen werden die abgeknickten Zweigstücke schwärmfähig!1) Sie zeigen unmittelbar nach der Abknickung Cilien und schwärmen mittelst derselben äusserst lebhaft. Solche längere Stäbe zerknicken dann in kürzere, gleichfalls Schwärmbewegung annehmende.

Ausser den mit gewöhnlichen geraden Zweigen versehenen Individuen werden von dem Pilze solche Pflanzen gebildet, deren Zweige regelmässig spiralig gewundene Formen annehmen (Fig. 30, A). Solche Schrauben entsprechen theils der *Spirillum*- (Fig. 30, A b), theils der *Vibrio*- (A a), theils der *Spirochaete*-Form (C). Uebergänge von der einen zur andern finden sich oft an demselben Zweig (B, D).



(B. 317) Fig. 30.

Cladothrix dichotoma. A Verzweigte Pflanze, Zweige z. Th. vibrionenartig (a), z. Th. spirillenartig (b), schwach vergrössert. B Eine Schraube, deren eines Ende (a) spirillenartig, deren anderes (b) vibrionenartig erscheint. C Sehr langer, spirochaetenartiger Zweig. D Zweigstück, an einem Ende spirillen-, am andern vibrionenartig. E Schrauben mit Gliederung in Stäbchen (b) und Coccen (c); a ungegliedert. F Spirochaetenform, bei a ungegliedert, bei b in Langstäbchen, bei c in Kurzstäbchen, bei d in Coccen gegliedert. (Gliederung bei E nicht gut wiedergegeben.)

Wie die Stücke gerader Zweige, können nun auch Stücke der Spiralzweige

---

1) Aehnliches von KURTH für *Bacterium Zopfi* beobachtet. s. d.

sich unter gewissen Verhältnissen abgliedern, um entweder blosse Gleitbewegungen oder aber durch Cilien vermittelte Schwärmbewegungen anzunehmen. Ihrem Charakter als Zweigstücke entsprechend weisen die abgelösten Schwärmschrauben Gliederung in Längstäbchen beziehungsweise Kurzstäbchen auf (E b) und gliedern sich schliesslich in Coccen (E c). Die Annahme der Einzelligkeit der Schraubenformen ist also auch für die *Cladothrix*-Schrauben hinfällig. Man gelangte zu dieser Annahme auf Grund des Umstandes, dass die Gliederung auf dem blossen optischen Wege schwierig oder gar nicht möglich ist; allein wenn man zu den früher dargelegten Methoden des Nachweises der Gliederung greift, insbesondere zu den Färbungsmitteln, macht dieser Nachweis keine besonderen Schwierigkeiten.

In den Entwickelungsgang von *Cladothrix dichotoma* gehört eine durch mehr oder minder regelmässig baumförmige Gestalt ausgezeichnete Zoogloeenform, die *Zoogloea ramigera* der Autoren (Fig. 11, F). Die Verzweigungsform ist eine bald regelmässig-, bald unregelmässig-dichotome. Bisweilen werden die Zweige nach dem Ende zu lappenförmig breit, bald erhält das Ganze mehr traubenartiges Ansehen.

Die Einschlüsse sind zunächst Coccen, später Kurzstäbchen, dann Langstäbchen, welche oft vibrionenartig gekrümmt erscheinen, dann leptothrixartige Fäden, welche theilweise spiralig gewunden sind, und endlich entsteht durch Verzweigung derselben wieder die typische Cladothrixform. Somit zeigt die Entwickelung der Zoogloeen-Einschlüsse dieselbe Formen-Mannigfaltigkeit, wie wir sie sonst bei *Cladothrix dichotoma* finden.

Die Entwickelung von Coccen zu Stäbchen, von Stäbchen zu Fadenformen etc. vollzieht sich unter bestimmten Ernährungsverhältnissen an allen Theilen der *Zoogloea* gleichzeitig, so dass die Colonie in ihrer ganzen Ausdehnung nur Coccen, nur Stäbchen, nur Fadenformen enthalten kann. Unter anderen Bedingungen findet man alle diese Zustände in derselben Colonie bei einander und zwar an den Enden der Zweige Coccen oder Kurzstäbchen, weiter zurück Langstäbchen und Vibrionen, dann Fadenformen und Schrauben (Fig. 12).

Bestimmte Substratsverhältnisse ermöglichen eine Quellung der *Zoogloea*-Gallert und ein Ausschwärmen der kürzeren Entwickelungsformen, resp. ein Auskriechen der längeren. In eisenhaltigem Wasser wird in die Membran der Zoogloeen Eisenoxydhydrat eingelagert, oft in so grosser Menge, dass die Bäumchen dunkelbraun erscheinen und ihre Einschlüsse gänzlich verdeckt werden.

2. *Cladothrix Foersteri* = *Streptothrix* F. Cohn.[1]

Bildet nach Cohn die eng verfilzten Pilzmassen (Concremente), welche Graefe 1855 in den Thränenkanälchen des menschlichen Auges auffand und die seitdem mehrfach, jedoch nicht häufig beobachtet wurden. Nach Cohn's Abbildung stellt der Spaltpilz eine typische *Cladothrix* dar, zeigt auch die Fähigkeit der Schraubenbildung an den Zweigen. Die Coccenmassen, Stäbchen und leptothrixartigen Fäden, welche Graefe, Waldeyer, Förster und Cohn auffanden, und die einige der Beobachter zu *Leptothrix buccalis* gehörig betrachten, gehören ohne Zweifel in den Entwickelungsgang der *Cladothrix Försteri*, wenn auch der Nachweis erst noch zu erbringen ist. Es lässt sich erwarten, dass eine genaue Untersuchung und Züchtung des Pilzes grosse Aehnlichkeit mit *Cladothrix dichotoma* aufdecken wird.

---

[1] Literatur: Cohn, Untersuchungen über Bacterien in Beitr. z. Biol. Bd. I. Heft III. pag. 186. Taf. 5. Fig. 7. Vergl. auch: Graefe, Archiv für Ophthalmologie. Bd. I, 284; Bd. II, 224. Derselbe, Ueber *Leptothrix* in den Thränenröhrchen, Archiv für Ophthalmologie. Bd. XV. I. pag. 324. — Foerster, Pilzmasse im unteren Thränenkanälchen, Archiv für Ophth. XV. I. pag. 318—23. Taf. III. Fig. 1.

3. *Sphaerotilus natans* (Kützing[1]).

Sie lebt im stehenden und fliessenden, durch organische Stoffe verunreinigten Gewässern, namentlich auch Fabrikabflüssen und tritt daselbst oft massenhaft und zwar meist in schwimmenden Flocken von weisser, gelblicher oder rostrother bis gelbbrauner Färbung auf. Ihre Entwicklung ist nur unzureichend bekannt.

Nach Eidam bildet der Pilz Fäden, welche sich mit einer Gallertscheide umhüllen. Die Zellen, aus denen die Fäden bestehen, sind zunächst stäbchenförmig und theilen sich später in Coccen, welche aus der Scheide austreten. Sie wachsen widerum zu Stäbchen und diese durch Aneinanderreihung zu Fäden heran. Wie es scheint, findet an letzteren eine Pseudozweigbildung ähnlich der *Cladothrix dichotoma* statt. Hiernach dürfte die Pflanze zu *Cladothrix* zu stellen sein. Das Plasma der Zellen soll nach Eidam schliesslich in eine grosse Anzahl kugelrunder kleiner Partien zerfallen, deren jede stark lichtbrechend wird und sich zur Spore abrundet, die rothe, später braune Färbung annimmt. Eidam sah sie zu Fäden auswachsen.

Unvollständig bekannte Spaltpilze.[2])

A. Solche, die man nur in der Schraubenform kennt.

1. *Vibrio Rugula* Müller[3]).

In Aufgüssen von pflanzlichen Theilen tritt der Pilz zunächst unter der Form ausserst dünner, schwach schraubig (vibrionenartig) gekrümmter Stäbchen auf (Fig. 31, B), welche zur Zeit ihrer Zersetzungsthätigkeit Schwärmfähigkeit besitzen und während oder nach Aufgeben dieses Zustandes zu gleichfalls vibrionenartige Krümmung besitzenden Fäden (A) auswachsen.

Im nächstfolgenden Stadium der Entwickelung schwellen die zur Ruhe gekommenen Stäbchen gleichmässig auf, und ihr Inhalt wird reicher, meist mit feiner Granulation (C). Darauf macht sich an je einem Pole eine kugelige Anschwellung bemerkbar (D), die den Stäbchen das Ansehen von Stecknadeln giebt und zugleich den Ort andeutet für den Eintritt der Sporenbildung. Letztere erfolgt durch Contraction des Plasmas in der kopfigen Ausbauchung der Zelle (E). Die Sporen zeigen Kugelform.

Was die physiologische Seite betrifft, so scheint der Spaltpilz in Aufgüssen von pflanzlichen Geweben (Kartoffelstücken, Wurzeltheilen) Gährwirkungen hervorzurufen und ein Ferment abzuscheiden, welches Cellulose löst. Weitere sichere Daten über sein physiologisches Verhalten fehlen noch.

---

[1]) Literatur: Kützing, in Linnaea VIII. 1833. pag. 385. Taf. 9. — Eidam, Ueber die Entwicklung von Sphaerotilus natans Kütz. (Jahresbericht d. schles. Gesellschaft für vaterländische Cultur. 1876. pag. 133.) — Winter, Die Pilze. (Rabenh. Kryptog.-Flora. pag. 66.)

[2]) Eine Anzahl hierher gehöriger Formen, die nicht sicher auffindbar und nicht definirbar sind (wie *Bact. Termo*, *Monas crepusculum*, *Micrococcus septicus*, *Spirillum volutans* etc.) habe ich absichtlich unberücksichtigt gelassen.

[3]) Prazmowski, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte und Fermentwirkung einiger Bacterienarten. pag. 42.

2. *Spirochaete plicatilis* Ehrenberg.[1] Sumpf-Spirochaete.

Sie lebt im Sumpfwasser des Binnenlandes wie der Meeresküsten und ist eine der gemeinsten Spaltpilzformen, die in Süsswasser fast stets in Gesellschaft von *Cladothrix dichotoma* auftritt, in deren Entwickelungsgang sie aller Wahrscheinlichkeit nach gehört. Man gewinnt die Form sicher und reichlich, wenn man Algen (Spirogyren, Vaucherien etc.) in Wasser faulen lässt. Sie stellt sehr dünne, zierliche und enge Spiral-Windungen zeigende Fäden dar (Fig. 32, C, D), welche einen Geisselzustand eingehen können, in welchem sie äusserst lebhafte Schwärmbewegungen ausführen. Die Cilien sind äusserst fein und ihre Gegenwart nur nach den Strudeln zu schliessen. Im Schwärmstadium erscheint die Schraube starr, zur Ruhe gekommen flexil, oft spirulinenartige Form annehmend.

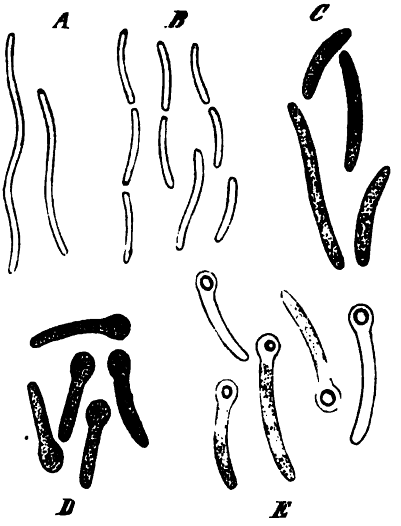


Fig. 31. (B. 818.)

Vibrio Rugula. A Fäden. B Stäbchen, schwach gekrümmt. C Angeschwollene Stäbchen, zur Sporenbildung sich vorbereitend. D An einem Pole kopfförmig ausgeweitete Stäbchen vor der Sporenbildung stehend. E Verschiedene Zustände der Sporenbildung. Vergr.: 1020 mal. (Nach Prazmowski.)

Nach den bisherigen Auffassungen sollten die Schrauben einzellig sein; allein die Cultur lehrt, dass sie gegliedert erscheinen in gekrümmte Langstäbchen (32, E), die sich später in Kurzstäbchen (32, G) und schliesslich in Coccen (32, H) theilen. Anilinfärbungen am Deckglas getrockneter Spirochaeten lassen die Gliederung nur um so deutlicher hervortreten. Die Eckigkeit der Krümmungen deutet häufig auch bei noch vorhandener Bewegung die Gliederung bereits an. Schliesslich isoliren sich die Coccen. Ihre Weiterentwickelung ist noch unbekannt.

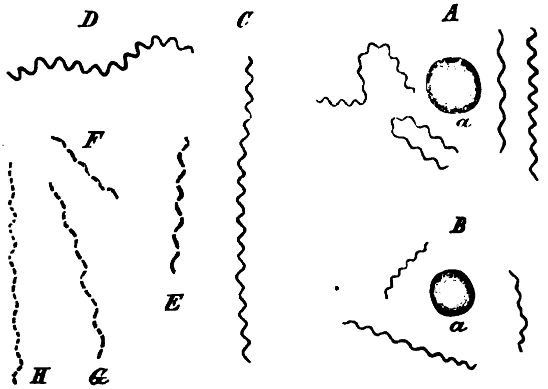
3. *Spirochaete Obermeieri* Cohn.[2] Pilz des Rückfallstyphus.

Der einzige bisher bekannte Entwickelungszustand stellt äusserst feine Fäden dar, welche in Bezug auf ihre engschraubige Form lebhaft an die Sumpfspirochaeten erinnern (Fig. 32, A, B). Sie gehen einen äusserst lebhaften Schwärmzustand ein und erscheinen in diesem Stadium starr, an beiden Enden mit Geisseln versehen, die sich aber bisher nur durch die polaren Strudel nachweisen liessen. In der Ruhe zeigen sie oscillarienartige Gleitbewegungen, bilden spirulinenartige Schlingen und nehmen die verschiedensten Krümmungsformen an. Es kann nach der Analogie mit den Sumpfspirochaeten keinem Zweifel unterliegen, dass diese Spiralen Gliederung in Stäbchen besitzen, die schliesslich in Coccengliederung übergeht. Es kann ferner nicht zweifelhaft sein, dass sie zu gewöhnlichen Fadenformen in genetischen Beziehungen stehen. Man hat diese Formen bisher nur deshalb nicht gesehen, weil man mit der Idee von der Constanz der Arten an den Spaltpilz herantrat.

---

[1] Literatur: Ehrenberg, Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Leipzig, 1838. pag. 83. Tab. V. Fig. 10. — Cohn, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der mikroskopischen Algen und Pilze. Nova Acta Ac. Leop. Carol. Vol. XXIV. 1853. pag. 125. — Warming, Om nogle ved. Danmarks Kyster levende Bacteries. Vidensk. Meddels. Kjöbenhavn 1875. Franz. Resumé. pag. 21. Ueber ihren Bau vergl. Zopf, Zur Morphologie der Spaltpflanzen. pag. 40, Tab. III., Fig. 31. 32.

[2] Literatur: Obermeier, Vorkommen feinster, eigene Bewegung zeigender Fäden im Blut von Recurrenskranken. Med. Centr. Bl. XI. 10. 1873 (auch in Sitzung der Berliner Med. Ges. 26. März 1873; Berliner Klinische Wochenschrift 1873, pag. 152 und 391). — Birch Hirschfeld, Med. Jahrb. Bd. 166. Heft 2. pag. 211. — Engel, Ueber die Obermeier'schen Recurrens-Spirillen. Berl. Klin. Wochenschrift 1873. pag. 409. — Burdon Sanderson, Report on recent researches on the Pathology of the Infective Processes: Report of the Med. Officer of the Privy Council and Local Government Board, New Series No. III. London, 1874. pag. 41. — Cohn, Beiträge z. Biol. I, Heft III. pag. 196. — Vergl. auch Koch's Photogramme in Cohn, Beitr. z. Biologie II, Heft III; und Mittheilungen aus dem Reichsgesundheitsamt. 1881. Taf. IV.



(B 819.) Fig. 32.

A **Spirochaete Obermeieri** lebend, 900:1. B Dieselbe nach Abtödtung durch Eintrocknen und Färbung. a Blutkörperchen (nach Koch); C—H **Spirochaete plicatilis** 540:1. C D lebend, C starr, D flexil. E F nach Behandlung mit Methylviolett, Gliederung in (gekrümmte) Stäbchen zeigend; G H nach Behandlung mit Fuchsin, bereits in Coccengliederung begriffen.

Biologisch ist dieser Organismus insofern von höchstem Interesse, als er nach Obermeier's Entdeckung beim Rückfallstyphus *(Febris recurrens)* in grösster Menge auftritt und zwar im Blut. Er ist nur während der Fieberzeit zu finden, nicht in den fieberlosen Zwischenzeiten oder kurz vor und nach der Krise. In der Leiche sind die Schraubenfäden gleichfalls nicht aufzufinden, offenbar, weil sie hier in Stäbchen resp. Coccen zerfallen sind oder Sporen gebildet haben.

Die Rolle, welche der Pilz bei der Krankheit spielt, ist noch in Dunkel gehüllt. Doch lässt sich mit Sicherheit annehmen, dass eine seiner Wirkungen in der Entziehung von Sauerstoff aus dem Blute besteht.

Wie Carter und Koch nachwiesen, lässt sich die Krankheit vom Menschen auch auf Affen übertragen; bei Mäusen, Kaninchen, Schafen, Schweinen waren die Impfungen Carter's erfolglos. Koch fand die Schrauben im Gehirn, der Lunge, Leber, den Nieren, der Milz, der Haut auf.

4. *Myconostoc gregarium* Cohn.1)

Diese von Lankaster entdeckte Spaltpilzform ist offenbar nur der schraubig gekrümmte, also spirillen- oder spirochaetenartige, stark vergallertende Zustand

---

Photogr. 20. 21. 22. 23. 24. — Heydenreich, Klinische und mikroskopische Untersuchungen über den Parasiten des Rückfallstyphus. Berlin 1877. — Weigert, Bemerkungen über die Obermeyrr'schen Recurrensfäden. (Deutsche med. Wochenschrift 1876.) — Cohn, Zur weiteren Kenntniss des *Febris recurrens* und der Spirochaeten. (Deutsche med. Wochenschrift. April 1879.)

1) Literatur: Lankaster, On a peach-coloured Bacterium in Quart. Journ. of Microsc. Science vol. 13. Ser. II. Taf. 22. Fig. 8 u. 9. — Cohn, Beiträge z. Biologie. Bd. I. Heft III. Untersuchungen über Bacterien. II. pag. 183. Taf. 5. Fig. 6. — Zopf, Zur Morphologie der Spaltpflanzen. pag. 57. Fig. 18—27. Tab. III.

eines fädigen Spaltpilzes und zwar, wie ich vermuthe, der Fadenstücke von *Cladothrix dichotoma*, in deren Gesellschaft sie sich stets in gewissen Aufgüssen (von Schlamm oder Algen) entwickelt. Sie dürfte sich zu *Cladothrix* verhalten, wie unter den Spaltalgen *Nostoc* zu *Tolypothrix*. Die Schraube krümmt sich zusammen und vergallertet stark, schliesslich fliessen die sich berührenden Grenzen der Hülle der einzelnen Windungen zusammen, nunmehr ein rundliches Gallertklümpchen darstellend, in das die Schraube eingebettet liegt. Wenn sich, wie es fast durchgängige Regel ist, die Schraube innerhalb der Gallert in 2 Hälften oder selbst 4 Stücke fragmentirt und diese Fragmente ihrerseits stark vergallerten, so gehen Doppelklümpchen (Fig. 11, D) oder Tetradenklümpchen hervor. Da wo die Gallerthüllen der Fragmente zusammenstossen, platten sie sich ab und so kommt zugleich eine Art von Einschnürung zu Stande. Wenn sich viele, oft hunderte solcher Zoogloeen zusammenlagern, so verkleben ihre Gallerthüllen und man findet eine zusammengesetzte *Zoogloea* vor. Anfangs scheinbar ungegliedert oder nur mit Färbungsmitteln die Gliederung zeigend, erscheinen die Schrauben später deutlich in längere gekrümmte Stäbchen gegliedert (Fig. 11, E), die sich dann in kurze gekrümmte Stäbchen (Fig. 11, H) und schliesslich in noch kürzere, coccenartige Stücke theilen. Die Lagerung der längeren oder kürzeren Theilzellen bleibt längere oder kürzere Zeit der spiraligen Form entsprechend, verwischt sich aber endlich gänzlich. Ueberdies lassen die gekrümmten Theilzellen häufig die Tendenz erkennen, sich gerade zu strecken. Die Gallert der Colonien quillt im Laufe der Cultur derart auf, dass sich die Colonien relativ bedeutend vergrössern und ihre bereits isolirten stäbchen- oder coccenförmigen Einschlüsse mehr und mehr auseinander rücken. Sie verlassen schliesslich die quellende Gallert, einen Schwärmzustand eingehend. Es lässt sich dies schon ohne direkte Beobachtung constatiren, da man nach einiger Zeit der Cultur die Zoogloenstöcke immer ärmer an Einschlüssen werden sieht.

Spirillum amyliferum VAN TIEGHEM.[1])

Lebt im Zukerrübensaft und bildet in seinen Gliedern je eine Spore. Unmittelbar vor der Sporenbildung färbt sich der Inhalt mit Jod blau, was auf Anwesenheit von Stärke hindeutet. Aus den Sporen sah VAN TIEGHEM gerade Stäbchen hervorkeimen, welche später zur Spirillenform heranwuchsen. Das Spirillum ruft im Zuckerrübensaft energische Gährung hervor.

B. Solche, von denen nur Coccen bekannt sind.

1. *Micrococcus pyocyaneus* GESSARD.[2]) Pilz des blauen Eiters.

Es ist bekannt, dass der Eiter mancher Wunden und die mit ihnen in Berührung gekommene Verbandwäsche eine blaue Färbung annehmen. Als Ursache dieser Erscheinung wurde von GESSARD neuerdings ein Spaltpilz ermittelt, der sich in einer Coccenform in jenem Substrat befindet. In sterilisirter Nährlösung cultivirt, färbt er diese schön blau, namentlich an der Oberfläche, der untere Theil der Flüssigkeit wird von dem Spaltpilz selbst wieder entfärbt (gelb gefärbt), nimmt aber durch Schütteln mit Luft die frühere Farbe an.

Das von den Coccen gebildete Pigment stellt einen chemisch wohl charakterisirten Körper dar, das von Fordos gefundene Pyocyanin. Aus Eiter und Verbandwäsche mit Chloroform extrahirt, lösst es sich in angesäuertem Wasser, dieses roth färbend. In neutraler Lösung erscheint es prachtvoll blau. Es krystallisirt in Chloroform in langen Nadeln, die sich bisweilen in Lamellen und Prismen auflösen. Unter Wirkung reducirender Stoffe färbt es sich gelb, röthet sich durch Säuren und bläut sich durch Basen, verhält sich also dem Lacmus analog. Aehnlich den Alkaloïden wird es gefällt durch Gold-, Platin- und Quecksilber-Chlorid, durch Phosphormolybdänsäure sowie Tannin und reducirt das Ferri- in Ferro-Cyankalium. Toxische Eigenschaften fehlen. (Neben dem Pyocyanin enthält der blaue Eiter noch eine andere färbende Substanz, das Pyoxanthor, ein Oxydationsprodukt des Pyocyanins).

---

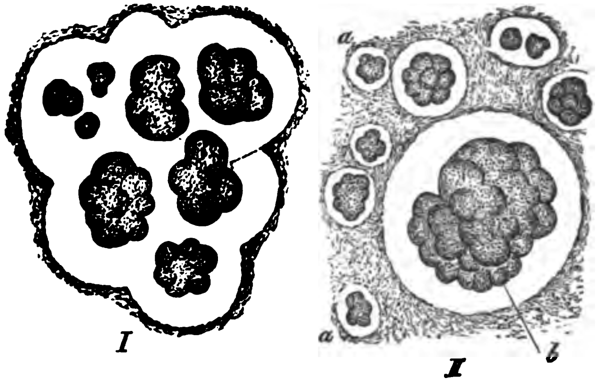
[1]) Développement du Spirillum amyliferum in Bull. de la soc. bot. de France. 1879. pag. 65.

[2]) Literatur: GESSARD, De la pyocyanine et de son microbe, Thèse inaugurale de la Faculté de médécine de Paris 1882. (Ref. im Biol. Centralbl. Dec. 1882). — GIRARD, Untersuchungen über den sogen. blauen Eiter (Chir. Centralbl. II., 50, 1875.)

Ob der *M. pyocyaneus* etwa identisch ist mit *M. cyaneus* (Schröt), oder auch mit dem Pilz der blauen Milch, bleibt noch zu ermitteln. Mit ersterem findet sich im Eiter vergesellschaftet *M. chlorinus*.

2. *Ascococcus Billrothii* Cohn.[1])

Man erhält den Pilz in schöner Vegetation, wenn man Scheiben gekochter fleischiger Wurzeln, wie Rüben, Zuckerrüben, Mohrrüben, Kohlrüben, einige Zeit wenig feucht hält. Er bildet daselbst Centimeter-grosse gerunzelte Zoogloeen von weisslicher oder grünlicher Färbung, welche mit denen von *Leuconostoc mesenterioïdes* und *Clostridium polymyxa* grosse habituelle Aehnlichkeit besitzen und leicht mit ihnen zu verwechseln sind. Bei der Bereitung des Zuckerrübensaftes gelangt der Pilz mit in diesen hinein und ruft hier eine schleimige Gährung hervor, durch welche ein Theil des Zuckers in gummiartige (?) Substanzen übergeführt und wahrscheinlich Buttersäure erzeugt wird. In 1 % einer Lösung von saurem weinsaurem Ammoniak nebst den erforderlichen Nährsalzen gedeiht er gleichfalls sehr üppig und bildet hier an der Oberfläche eine dicke weisse Kahmhaut. Nach Cohn soll er aus dem weinsauren Ammoniak gleichfalls Buttersäure erzeugen. Dabei verwandelt er die ursprünglich saure Reaction des Substrats in eine intensiv alkalische. Ueber die Entwicklung des Spaltpilzes fehlen noch genaue Untersuchungen. Man kennt nur einen vegetativen Zustand, die Coccenform, die durch Vergallertung Schleimklümpchen bildet, welche zu grösseren Ballen vereinigt sind (Fig. 33). Eine dicke Gallerthülle umgiebt das Ganze. Bei



(B. 820.) Fig. 33.

Ascococcus Billrothii. I Eine grössere, zusammengesetzte Colonie der Coccen aus einer Lösung von weinsaurem Ammoniak, mit sehr dicker Gallerthülle, deren Einschnürungsstellen den Einzelcolonien entsprechen. II Einfache Colonien, a kleinere, b eine grössere, aus der gleichen Nährlösung. (Nach Cohn.)

---

[1]) Beiträge zur Biologie I. Heft III. pag. 145. — Cienkowski, Ueber die Gallertbildungen des Zuckerrübensaftes.

der auf weinsaurem Ammoniak wachsenden Form ist die Gallerthülle meist noch mächtiger entwickelt, als bei der Rübenform (Fig. 33).

3. Pilz der Hühnercholera.[1])

Er ruft bei Hausgeflügel (Hühnern, Puten, Gänsen, Enten) eine der gefährlichsten Krankheiten hervor, die als Typhoid oder Cholera bezeichnet wird und sich besonders durch starke Diarrhoee charakterisirt. Von Entwicklungsformen fand Semmer Coccen und Stäbchen.

Gesunde Hühner, mit dem Darminhalt an Cholera gestorbener geimpft, gingen bei Semmer's Versuchen in 8—21 Tagen zu Grunde. Nach Impfungen mit Blut an Cholera zu Grunde gegangener Hühner auf gesunde sah Perroncito den Tod sehr schnell, meist innerhalb 21—34 Stunden erfolgen.

Pasteur erzog den Pilz in sterilisirter, mit Pottasche neutralisirter Hühnerbouillon und liess mit dem gewonnenen Material bestrichene Nahrungsmittel von Hühnern fressen. Die Thiere starben sämmtlich an der Cholera. Den gleichen Effect erzielten Impfungen gesunder Hühner mit je einem Tropfen des in Hühnerbouillon gezüchteten Materials. Die infectiöse Wirkung des Pilzes darf demnach als feststehend betrachtet werden. Bei einer länger dauernden Cultur des Pilzes in Hühnerbouillon wird nach Pasteur deren Virulenz gemindert, was auf den Zutritt von Sauerstoff zurückzuführen sein soll. Impft man daher Hühner mit diesem Material, so sterben sie nicht, sondern bekommen die Krankheit in milderer (mitigirter) Form. Dadurch aber werden sie zugleich unempfänglich (immun) für fernere Infectionen mit dem gewöhnlichen Cholerapilze.

4. *Sarcina ventriculi* Goodsir[2]) Packet-Spaltpilz.

Sie lebt auf festen pflanzlichen und thierischen Substraten, namentlich auf stärkehaltigen und eiweisshaltigen Nahrungsmitteln (z. B. gekochten Kartoffeln, Schinken, gekochten Eiern), kommt aber auch in Aufgüssen pflanzlicher und thierischer Theile vor, wo sie continuirliche gelbliche Kahmhäute bildet, während sie auf fester Unterlage in Form chromgelber trockener Häufchen auftritt.

Pasteur erhielt den Pilz in Hefewasser, Cohn in einer Lösung von 1 % weinsaurem und 1 % essigsaurem Ammoniak.

Mit den Nahrungsmitteln in den menschlichen und thierischen Verdauungskanal eingeführt, vermehrt sie sich auf der Mund-, Rachen- und Schlundkopf-

---

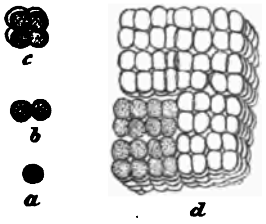
[1]) Literatur: Semmer, Hühnerpest (Deutsche Zeitschrift für Thiermedicin u. vergl. Pathologie, 1878). — Perroncito, Ueber das epizootische Typhoïd der Hühner (Archiv für wissenschaftliche und praktische Thierheilkunde, 1879, pag. 22). — Pasteur, Archives vétèrinaires Jahrg. V. No. 4. — Zürn, Die Krankheiten des Hausgeflügels. Weimar. 1882.

[2]) Suringar, De sarcina ventriculi. — Ders., La Sarcine, Archiv Nerl. 1866. — Ders. Ein Wort über den Zellenbau der Sarcina. Bot. Zeit. 1866. pag. 269. — Pasteur, Ann. de Chem. et de Phys. LXIV. 1862. tab. II. fig. k. — Losdorfer, Medicinische Jahrbücher. 1871. Heft 3. — Virchow und Cohnheim, in Virch Archiv. Bd. 10 u. 33. — Schröter, Ueber einige durch Bacterien gebildete Fermente u. Cohn, Beitr. z. Biol. Bd. I. Heft II. pag. 139. — Conh, Untersuchungen über Bacterien, ebenda. Heft II. pag. 139. — Vergl. auch Robin, Histoire des végétaux parasites. pag. 331. — Eberth, in Virchow's Archiv 1858. Bd. XIII. pag. 522. — Zürn, Parasiten in und auf dem Körper der Haussäugethiere. 1874. pag. 222. — Ders., Die Krankheiten des Hausgeflügels. Weimar 1882. pag. 128. — M. Heimer, Ueber Pneumonomycosis sarcinica (Deutsches Archiv f. klinische Medicin. 1877. Bd. 19. pag. 144. — Welcker in Henle u. Pfeuffer, Zeitschr. f. rationelle Medicin. Sér. E. Bd. V. — Rabenhorst, Flora europaea algarum. II. pag. 59. (Merismopedia Urinae Welcker.)

Schleimhaut, namentlich aber im krankhaft afficirten Magen (bei Krebs- und anderen Krankheiten, wie Magenerweiterung und chronischem Katarrh), daher im Erbrochenen oft in relativ grosser Menge, desgleichen im Darm von Menschen und Säugethieren, von wo sie aus mit den Excrementen ins Freie gelangt.

Virchow, Cohnheim und Heimer fanden sie ferner in der Lunge bei croupöser Pneumonie, wohin sie jedenfalls beim Athmungsprocess gelangt. In den Gehirnventrikeln, selbst im Blut, anch in der Harnblase etc. kommt sie vor. Doch bleibt noch der Erweis zu bringen, dass die in diesen Organen gefundenen Formen auch wirklich mit der Magen-Sarcina identisch sind.

Von Entwicklungsstadien kennt man bisher nur die Coccenform, andere Formen sind noch aufzufinden. Durch fortgesetzte Zweitheilung nach allen drei Richtungen des Raumes geht aus der Cocce eine sehr charakteristische Colonie von Würfel- oder Waarenballen-Form hervor (Fig. 34, d). Daher der Name Sarcina = Päckchen. Die einfachsten Packete enthalten 8, grössere 64×64 Zellen und darüber. Im isolirten Zustande erscheinen die Coccen kugelig bis ellipsoïdisch, im Verbande in Folge gegenseitigen Druckes eckig. Schwärmzustände sind unbekannt.



(B. 821.) Fig. 34.
Sarcina ventriculi. Aus dem Mageninhalt eines magenkranken Knaben, in verschiedenen Entwicklungsstadien. Entwicklung den Buchstaben entsprechend (nach der Natur).

Durch dichte Aufeinanderhäufung der packetförmigen Colonien entstehen die oben erwähnten Klümpchen aut festen Substraten und durch eben so dichte Aneinanderlagerung in einer Ebene die Kahmhäute, die der Pilz an der Oberfläche von Pflanzeninfusionen entwickelt.

Sein Auftreten an der Oberfläche von festen und flüssigen Substraten kennzeichnet ihn als einen Pilz, der entschiedenes Sauerstoffbedürfniss besitzt.

In den Zellen wird ein schwaches gelbliches Pigment gebildet. Bisweilen soll der Inhalt mit Jod die Stärke-Reaction andeuten, die auf eine Aufnahme von Stärke in die Zellen hindeuten würde.[1] Eine der Magen-Sarcina ähnliche Form wurde von mir in Sumpf-Wasser beobachtet.

Die im Darm des Hausgeflügels (Hühner, Puten), besonders im Blinddarm häufige Sarcinaform dürfte aller Wahrscheinlichkeit nach einem anderen Spaltpilz zugehören als die *Saccina ventriculi.* Ihre Colonien sind Täfelchen von meist äusserst regelmässiger quadratischer oder rechteckiger Form und entweder einschichtig (*Merismopedia*-Form), wie die Coccenform von *Bacterium Merismopedioïdes* Zopf oder aus 8 zelligen Würfeln zusammengesetzt, also zweischichtig und bilden niemals Packete von der Form der Sarcina des Magens.

5. *Micrococcus Vaccinae* Cohn [2]

Pilz der Pockenlymphe und der Pockenkrankheit. Man findet ihn in reiner und frischer Vaccine in grosser Menge in Form winziger (ca. 0,5 mikr. diam.), kugeliger, zu Rosenkranzfäden verbundener Zellchen sowie in den Kanälchen der Pockenhaut. Die Flöckchen, welche sich in der in Glascapillaren aufbewahrten Lymphe bilden, bestehen aus den durch fortgesetzte Zweitheilung der Coccen hervorgegangenen Zellreihen und Zellhaufen; andere Entwicklungszustände kennt man noch nicht. Durch die Impfung werden die Zellchen in den menschlichen Körper gebracht, wo sie sich stark vermehren und wie man sich vorzustellen hat, einen Virus absondern, der dem Körper gegen die Pockenkrankheit Immunität verleiht.

---

[1] Die Angabe, dass die Zellen Kerne besässen, beruht auf einem Irrthum.

[2] Virchow's Archiv 1872.

6. *Micrococcus bombycis* Béchamp.[1]

Nach den Untersuchungen Pasteur's ruft dieser Spaltpilz im südlichen Frankreich eine verderbliche, epidemischen Charakter tragende Krankheit der Seidenraupen (Schlaffsucht, *flaccidezza)* hervor, (die übrigens nichts mit der von einem andern Spaltpilze *(Nosema bombycis)* verursachten Gattinekrankheit zu thun hat). Die ovalen, höchstens 0,5 mikr. messenden Micrococcen entwickeln sich namentlich im Darmkanal der Thiere in grossen Massen in Kettenform und werden von anderen Spaltpilzformen, wie Stäbchen- und Vibrionenformen begleitet (die möglicherweise zu jenen in genetischen Beziehungen stehen).

7. *Micrococcus diphtheriticus* Cohn.[2]

Man kennt bisher nur einen Entwicklungszustand, nämlich die häufig in rosenkranzartigen Verbänden auftretende, schwärmfähige Micrococcusform, welche winzige 0,35—1,1 Microm. messende ellipsoïdische Zellchen repräsentirt. Der Pilz spielt in pathologischer Beziehung insofern eine bedeutsame Rolle, als er nach der Entdeckung Oertels als Erzeuger der *Diphtheritis* fungirt. Diese Krankheit tritt zunächst in der Regel in den Schleimhäuten der Trachea auf, weil die mit dem Athmungsprocesse aus der Luft eingeführten Keime zunächst auf diese gelangen müssen. Von dem Infektionsherde aus aber verbreitet er sich vermöge der raschen und massenhaften Vermehrung seiner Zellchen sowie der Schwärmfähigkeit derselben mit grosser Schnelligkeit radienartig über den ganzen Körper, indem er in den Lymphgefässen, zwischen den Maschen des Bindegewebes und der Fettzellen, in dem Muskelgewebe, in den Harnkanälchen und Malpighi'schen Kanälen der Nieren etc. weiter wuchert und namentlich auch im Blute unter steter Vermehrung weiter wandert. In den Gewebsinterstitien der erkrankten Organe wie an der Oberfläche derselben bildet er massige, nesterförmige Zellanhäufungen von Streifen-, Ballen- oder Cylinderform, in den Blutcapillaren Verstopfungen, welche Blutstauungen zur Folge haben. Wie die wichtigen Oertel'schen Untersuchungen nachwiesen, erfahren alle Gewebstheile, welche von den Colonien des Parasiten durchwuchert und übersponnen werden, die Muskelfasern nicht ausgenommen, zuerst Degeneration, dann vollständige Zerstörung ihrer Zellen. Durch reiche Ausscheidung der Micrococcuszellen mit dem Harn wird ein allmählicher Heilungsprocess bewirkt. Wo der natürliche Standort des Pilzes in der freien Natur zu suchen sei, darüber fehlen noch Anhaltspunkte.

8. *Micrococcus Erysipelatis.*

Pilz der sogen. »Rose« *(Erysipelas)* des Menschen. Die Rose stellt bekanntlich eine Hautkrankheit dar, welche sich äusserlich durch Röthung und Anschwellung der Haut dokumentirt. Sie kann an den verschiedensten Stellen des Körpers auftreten, im Gesicht (Kopfrose) an den Extremitäten etc., namentlich auch um Wunden (Wunderysipel), und unter Umständen tödtlichen Verlauf nehmen.

---

[1] Béchamp in Compt. rend. tom. 64. 1867. — Cohn, Beitr. z. Biol. I. Heft 3. pag. 201.

[2] Literatur: Oertel, Experimentelle Untersuchungen über Diphtherie, im Deutschen Archiv für klinische Medicin. VIII. 1871. — Eberth, Die Diphtherie, in »Zur Kenntniss der bacteritischen Mykosen. Leipzig, 1872.

Die früheren Untersuchungen von RECKLINGHAUSEN und LANKOWSKY[1]), BILLROTH und EHRLICH[2]), TILLMANNS[3]), MAX WOLF[4]), KOCH[5]) stimmen darin überein, dass sich, wenn auch nicht constant, ein Spaltpilz in den kranken Stellen vorfindet, und zwar in der Coccenform. Er tritt besonders in den Lymphgefässen auf, wo er namentlich in den Randpartien des Erysipels durch fortgesetzte Zweitheilung Anhäufungen bildet. M. WOLF fand in Blutproben, die aus dem Erysipelrande entnommen waren, neben Coccen auch noch Stäbchenformen, und dieser Befund weist auf die schon a priori naheliegende Vermuthung, dass der Pilz ausser der Coccenform auch noch andere Entwicklungstadien producire, nur noch bestimmter hin.

Nachdem es vor Kurzem FEHLEISEN gelungen ist, die Coccen aus excidirten Hautstücken von Erysipelkranken rein zu züchten und durch Verimpfung solches reinen Materials am Menschen ein typisches Erysipel zu erzeugen, darf man den Pilz bestimmt als die Ursache der Rose ansprechen.

9. *M. ureae* COHN.

Harnpilz, Harnferment, Ferment der Ammoniakgährung. Er lebt im Harn und bildet aus kugeligen oder ellipsoïdischen etwa 1,25—2 µ messenden Zellchen bestehende Ketten, deren Elemente sich später verschieben und unregelmässige Häufchen bilden. Wie schon PASTEUR, sein Entdecker, vermuthete, und später VAN TIEGHEM zeigte, ruft er daselbst die sogen. Harngährung hervor, bei welcher Zersetzung des Harnstoffs und damit Bildung von kohlensaurem Ammoniak bewirkt wird, welches den Harn, der bekanntlich im frischen normalen Zustande schwach sauer reagirt, alkalisch macht. Auch in Culturen, die mit in Hefewasser gelöstem Harnstoff angestellt sind, wird nach VAN TIEGHEM binnen kurzer Zeit der gesammte Harnstoff durch den Pilz in kohlensaures Ammoniak umgewandelt Ein mit *M. ureae* vielleicht identischer Micrococcus vermag, wie VAN TIEGHEM darlegte, Hippursäure in Benzoesäure und Glycocoll zu zerlegen.

Zu den zymogenen Micrococcen gehört auch eine Spaltpilzform, die in Wein, Bier, Rübensaft, Zuckerlösung etc. die schon oben erwähnte Gummigährung (schleimige Gährung oder Mannitgährung) hervorruft, und die nach PASTEUR's Vermuthung identisch sein soll mit dem Harnpilz. Sie bewirkt eine Umwandlung des Zuckers jener Flüssigkeiten in Gummi und macht dieselben »lang« (d. h. fadenziehend) und fade schmeckend. (Eine schleimige Gährung durch Spaltpilze verursacht, kommt auch in der Milch vor).

10. *Micrococcus prodigiosus* (EHRENBERG[6]). (Wunderblut, Hostienblut, Pilz der rothen Milch.)

Er stellt eine der bekanntesten und auffäligsten Spaltpilzformen dar. Am häufigsten ist sein Vorkommen auf stärkehaltigen Substraten, Weissbrod, Hostien, gekochten Kartoffelscheiben, Mehlbrei, Reissbrei, Stärkekleister etc. wo er rosen- bis blutrothe tröpfchenförmige Zoogloeen bildet, die später zu einem continuirlichen Ueberzuge verschmelzen. Minder häufig erfolgt sein spontanes Auftreten auf gekochtem Hühnereiweiss und Fleisch. Auch die Milch dient bisweilen als Substrat und wird dann gleichfalls blutroth gefärbt (die sogen. rothe Milch), eine Erscheinung, die man früher theils auf Krankheitszustände der Kühe, theils auf den Genuss gewisser, einen rothen Farbstoff enthaltenden Pflanzen zurückführte.

---

[1]) VIRCHOW's Archiv. Bd. 60. pag. 418.

[2]) LANGENBECK's Archiv. Bd. 20. pag. 418.

[3]) Verhandlungen der deutschen Gesellschaft für Chirurgie 1878. pag. 211.

[4]) VIRCHOW's Archiv. Bd. 81. pag. 193. — BAADER, Z. Aetiologie des Erysipels. (Schweiz. Naturf. Gesellsch. in Basel. 1875. pag. 314.)

[5]) Mittheilungen aus dem kaiserlichen Gesundheitsamte. 1881. pag. 38. Mit 10 Photogrammen auf Tafel I. und II.

[6]) Literatur: EHRENBERG, Berliner Akademie. Bericht 1839. — HERMBSTAEDT, Ueber die blaue und rothe Milch. Leipzig, 1833 (aus ERDMANN's Journ. für technische und ökonomische Chemie. Bd. 18. — SCHRÖTER, Ueber einige durch Bacterien gebildete Pigmente in COHN,

Physiologisch gewinnt der Pilz insofern an Interesse, als seine winzigen Coccen einen blutrothen Farbstoff produciren. In Wasser unlöslich wird derselbe in Alkohol und Aether mit brennend rother Farbe gelöst. Durch Zusatz von Säuren geht der Ton in lebhaftes Carminroth, dann in Violett, durch Zusatz von Alkali in Gelb über. Mittelst der alkoholischen Tinktur lassen sich Wolle- und Seidenfäden intensiv färben, doch erfährt der Farbstoff im Licht baldige Zersetzung. Er hat, wie Erdmann und Schröter zeigten, mit Anilinfarben, speciell mit Fuchsin, sowohl bezüglich seines chemischen, wie seines spectroscopischen Verhaltens, eine entfernte Aehnlichkeit.1)

Die Coccen selbst sind farblos, und es scheint als ob das Pigment ausserhalb der Zellen im Substrat durch die Einwirkung des Pilzes entstehe. Die Pigmentbildung ist abhängig vom Luftzutritt, sie wird daher zuerst stets an der Oberfläche der Substrate beobachtet. Letzteres erlangt durch die Vegetation des Pilzes zunächst schwach saure, dann alkalische Eigenschaften; dabei zeigt sich ein unverkennbarer Trimethylamin-Geruch.

11. *Micrococcus aurantiacus* Schröter.2)

Entwickelt sich, wie Schröter zeigte auf gekochten Kartoffelscheiben und gekochtem Hühner-Eiweiss in Form kleiner orangefarbener, später zusammenfliessender Tröpfchen. In Lösungen von Ammoniaksalzen, z. B. essigsaurem und weinsaurem Ammoniak cultivirt bilden die Coccen an der Oberfläche eine 2 bis 3 Millim. dicke goldgelbe Kahmhaut. Identisch mit dieser Form ist wahrscheinlich diejenige, welche Cohn in Aufgüssen von gekocktem Hühnereiweiss erhielt und den Infuss in seiner ganzen Ausdehnung orangegelb färbte. Das Pigment ist in Wasser löslich.

12. *Micrococcus chlorinus* Cohn.3)

Man erhält den Pilz mitunter, wenn man gekochte Kartoffelscheiben oder gekochtes Hühnereiweiss auslegt. Hier werden von ihm gelbgrüne oder saftgrüne Schleimmassen erzeugt. In Aufgüssen von demselben Substrat sah Cohn an der Oberfläche eine saftgrüne Kahmhaut sich bilden, von der aus die ganze Flüssigkeit sich schön gelbgrün färbte. Nachdem die gelbgrünen Micrococcenmassen sich auf dem Boden abgelagert hatten, behielt die Flüssigkeit ihre gelbgrüne Farbe. Durch Behandlung mit Säuren erfolgt Entfärbung. Das Pigment ist gleichfalls in Wasser löslich.

Beitr. z. Biol. Bd. I. Heft II. — Cohn, Untersuchungen über Bacterien, daselbst. pag. 153. — Wernich, Ueber Micrococcus prodigiosus in Cohn, Beitr. III. Heft 1. — Erdmann, Bildung von Anilinfarben aus Proteïnkörpern. (Journ. für pract. Chemie. Leipzig 1866.)

1) Der metallische, goldgrüne Glanz, den manche üppigen Culturen zeigen, erinnert gleichfalls an aufgetrocknetes Fuchsin.

2) Schröter, Ueber einige durch Bacterien gebildete Pigmente, in Cohn, Beitr. z. Biol. Bd. I. Heft II. pag. 119. — Cohn, l. c. pag. 154.

3) l. c. pag. 155.

13. *Micrococcus violaceus* Schröter.[1]

Findet sich bisweilen auf gekochten Kartoffelscheiben, wo er Schleimklümpchen von violetter Färbung hervorruft, die schliesslich zusammenfliessen.

14. *Micrococcus luteus* Schröter.[2]

Lebt gleichfalls auf gekochten Kartoffelstücken und tritt hier in Form hellgelber Tröpfchen auf. Der gelbe Farbstoff ist in Wasser unlöslich. Schwefelsäure und Alkalien verändern die Farbe nicht. (Vielleicht stellt dieser Spaltpilz die Coccenform von *Bacterium synxanthum* dar.)

C. Spaltpilze, von denen man nur die Stäbchenform kennt.

1. *Bacterium synxanthum* Ehrenberg.[3] Pilz der gelben Milch.

Bewirkt das Gelbwerden gekochter Milch, findet sich aber auch auf festen Pflanzentheilen, z. B. gekochten Kartoffel-, Mohrrüben-, Kohlrübenscheiben etc., wo er kleine citronengelbe Zoogloeen bildet.

Von Entwickelungsstadien kennt man bisher nur die Stäbchenform.

Die anfangs neutrale Milch zeigt bald nach dem Einbringen des Pilzes schwach saure, später bei eintretender Gelbfärbung alkalische Reaction. Der gelbe Farbstoff findet sich ausserhalb der Spaltpilzzellen und wird durch Säuren entfärbt, durch Alkalien nicht, letztere rufen wieder eine Gelbfärbung des entfärbten Materials hervor. Eingetrocknet lässt sich das Pigment nicht in Alkohol und Aether, wohl aber in Wasser lösen. Nach Schröter dürfte der Farbstoff Aehnlichkeit mit gewissen gelben Anilinfarben besitzen, sowohl nach seinen spectroscopischen, als seinen gewöhnlichen Reactionen.

2. *Bacillus ruber* Frank.[4]

Wurde auf gekochtem Reis beobachtet in Stäbchenform. Die Form bildet auf jenem Substrat ein ziegelrothes Pigment.

3. *Bacillus erythrosporus* Cohn.[5]

Wurde in Fleischextrakt-Lösung, in faulender Eiweiss-Flüssigkeit und faulendem Fleischwasser aufgefunden, wo an der Oberfläche vom Pilze eine aus Stäbchen bestehende Kahmhaut gebildet wird. In den Stäbchen entstehen Sporen, die durch schmutzig rothe Färbung ausgezeichnet sind.

4. *Bacillus Leprae* Hansen.[6]

Dieser Pilz wird, und gewiss mit Recht, als das Contagium des Aussatzes angesehen. Er tritt in den Zellen der Aussatzknoten auf, und sind daselbst nach Hansen Coccen, Stäbchen und Fadenzustände vorhanden, die wahrscheinlich in genetischem Zusammenhang stehen. In den Stäbchen werden Sporen gebildet.

---

[1] Ueber einige von Bacterien gebildete Pigmente. Beitr. z. Biol. Bd. I. Heft II. pag. 124.

[2] l. c. pag. 11.

[3] Literatur: Ehrenberg in Bericht über die Verhandlungen der Berliner Akademie. 1840. pag. 202. — Fuchs, Magazin für die gesammte Thierheilkunde. Bd. VII. pag. 194. — Schröter, Ueber einige durch Bacterien gebildete Pigmente. Beiträge zur Biologie. Bd. I. Heft II. pag. 120 und 126.

[4] Cohn, Beitr. z. Biol. Bd. I. Heft 3. pag. 181.

[5] l. c. Bd. III. Heft I. pag. 128.

[6] *Bacillus Leprae*, in Virchow's Archiv. Bd. 79.

5. *Panhistophyton ovatum* LEBERT.[1]

Ruft gleichfalls eine Krankheit der Seidenraupen hervor, die unter dem Namen »Gattine« bekannt ist und namentlich in Frankreich und Italien epidemisch auftritt, grosse Verheerungen anrichtend. Der Pilz durchsetzt alle Organe der Raupe sowohl, wie der Puppe und des Schmetterlings, ja er tritt oft schon in den Eiern auf. Von Entwickelungsformen kennt man nur die im Mittel 2,5 mikr. dicken, etwa doppelt so langen Kurzstäbchen, die sich lebhaft durch Zweitheilung vermehren.[2] Sie werden mit den Excrementen ins Freie befördert und verbreiten sich beim Austrocknen derselben in den Zuchträumen leicht weiter, auf noch gesunde Thiere übergehend.[3]

---

[1] Literatur: LEBERT, Ueber die gegenwärtig herrschende Krankheit des Insekts der Seide (Jahresber. üb. die Wirksamkeit d. Vereins zur Beförderung des Seidenbaues der Prov. Brandenburg. 1856—57. pag. 28. — NÄGELI, Ueber *Nosema bombycis*. Botan. Zeit. 1857. pag. 760 u. Flora. 1857. pag. 684. Ueber die neue Krankheit der Seidenraupe und verwandte Organismen.

[2] Diese Zellen wurden zuerst von CORNALIA beobachtet, der sie für eine Modification der Blutkörperchen oder für Psorospermien hielt.

[3] Nicht zu verwechseln mit der Gattine ist die durch einen Schimmelpilz *(Botrytis Bassiana)* hervorgerufene unter dem Namen Muscardine bekannte Seidenraupenkrankheit.

Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane

von

K. Goebel.

»Die neueste Zeit brachte uns mehr als einen Versuch, den Werth der Entwicklungsgeschichte als wissenschaftliche Methode herunterzusetzen; Versuche, die an die Feindseligkeit der Rheinschiffer gegen die Dampfboote erinnern. Auf jene Aeusserungen nach den beredten und schlagenden Darstellungen Schleiden's noch Weiteres zu erwidern, hiesse Wasser in's Meer tragen. Die Thatsachen mögen reden. Es sind etwa 20 Jahre, seit Phytotomen die durch Robert Brown gebrochene Bahn in grösserer Anzahl zu betreten begonnen haben. Die Leistungen dieser 20 Jahre übertreffen intensiv wie extensiv die einer gleich langen beliebigen anderen Periode der Botanik in einem Verhältniss, für welches kaum ein Vergleich sich findet.«1) — Mehr als zwanzig Jahre sind seit dieser Aeusserung eines Forschers verflossen, dessen entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen auf immer einen Markstein in der Geschichte der Botanik bilden werden, und noch immer sind die Meinungen über die Entwicklungsgeschichte und ihre Bedeutung für die Morphologie getheilt. Während sie von den einen so ausschliesslich betrieben wurde, dass eine entschiedene Vernachlässigung der Untersuchung der fertigen Zustände und eine Ueberschätzung des auf mikroskopischem Wege Ermittelten eintrat, ist sie andern, wenn entwicklungsgeschichtliche Thatsachen in ihr System nicht passen, auch heute noch »unklar und trügerisch.« — Eine Darstellung, wie sie im Folgenden versucht wird, hat deshalb vor Allem die Aufgabe, sich über den Standpunkt zu äussern, von dem sie ausgeht; ist es doch gerade die Aufgabe eines Handbuches im Gegensatz zu der mehr oder weniger dogmatischen Darstellung, wie sie in einem Lehrbuch in den Vordergrund zu treten hat, dem Leser die Wissenschaft gewissermaassen bei der Arbeit selbst zu zeigen, und auf die Verschiedenheit der Auffassungen hinzuweisen, was des Raumes wegen hier freilich nur in äusserster Kürze geschehen kann.

Auch die rein thatsächliche Darstellung der Entwicklungsgeschichte aber (mit Ausschluss der Zellenlehre) stösst auf Schwierigkeiten. Sie setzt vor Allem eine Kenntniss der fertigen Formen in ihren wichtigsten Zügen voraus, und sodann kann sie niemals Selbstzweck, sondern nur ein Hülfsmittel morphologischer Forschung sein, das aber nur in Verbindung mit den anderen Methoden der-

---

1) Hofmeister, Botan. Zeit. 1857. pag. 174.

selben, vor Allem der, welche man als »vergleichende Morphologie« zu bezeichnen pflegt, zu einem einigermaassen befriedigenden Ziele führen kann. Von diesem Ziele, tiefer in die Bedingungen der Pflanzengestaltung einzudringen, sind wir aber noch sehr weit entfernt. Was wir kennen ist eine Fülle von Formen, deren Mannigfaltigkeit wir zuweilen auf bestimmte Regeln zurückführen können, die sich aber nur auf die äusseren Gestaltungsverhältnisse zu beziehen pflegen. Daraus ergiebt sich, dass eine derartige Darstellung nicht in grossen Zügen eine Uebersicht über das Zustandekommen der Gestaltungsverhältnisse des Pflanzenkörpers geben kann. Diese Gestaltungsverhältnisse sind von einer Mannigfaltigkeit und Bildsamkeit, die uns nöthigt, uns auf die Beschäftigung mit den wichtigsten Vorgängen zu beschränken und das ihnen etwa Gemeinsame hervorzuheben. Die Heranziehung zahlreicher Einzeldaten ist dabei ebenso wenig zu vermeiden, wie in jeder anderen geschichtlichen Darstellung.

Wenn ich trotz der erwähnten Bedenken der freundlichen Aufforderung des Herrn Herausgebers dieses Handbuches gefolgt bin, so geschah dies, weil ich glaubte, dass im gegenwärtigen Zeitpunkt, in welchem in der Morphologie die Principienfragen an der Tagesordnung sind, ein Versuch wie der folgende vielleicht nicht ganz nutzlos sein werde. Auf irgend welche Vollständigkeit habe ich dabei nicht Bedacht genommen, mich dagegen dem Programme dieses Handbuches gemäss vielfach, auch wo dies nicht besonders hervorgehoben ist, auf eigene Untersuchungen gestützt. Ein Versuch, die so ungemein interessanten Erscheinungen der Sprossfolge mit hereinzuziehen, wurde bald aufgegeben. Die hierher gehörigen Thatsachen, deren Kenntniss wir namentlich IRMISCH'S vorzüglichen Arbeiten verdanken, variiren selbst bei nahe verwandten Pflanzen in einem Grade, dass nur die Hervorhebung einer Anzahl interessanter Einzelfälle möglich gewesen wäre, dazu gehört aber, um anschaulich zu werden, eine Anzahl Abbildungen, welche die Grenzen der für das vorliegende Handbuch gewährten Zahl weit überschritten hätte, ebenso blieb, wie schon aus der Ueberschrift hervorgeht, die Zellenlehre ausgeschlossen, und wurden histiologische Daten nur insoweit herangezogen, als sie in Beziehung zur Organbildung stehen.

A. Allgemeiner Theil.

§ 1. Zur Geschichte. Die Entwicklungsgeschichte ist, wie die wissenschaftliche Botanik überhaupt, jungen Datum's. Doch verdanken wir schon MALPIGHI, dem Vater der Pflanzenanatomie Untersuchungen über die Entwicklung des Samens,[1]) welche für ihre Zeit vortrefflich waren, auch finden sich einige Andeutungen über die Entwicklung der Blätter, die er aber nicht am Vegetationspunkt, welchen erst C. FR. WOLFF auffand, untersuchte, sondern an den successiv sich entfaltenden Blättern der Knospen. Dass er wie CAESALPINI die Blätter aus der Rinde des Stengels entstehen liess (vergl. z. B. a. a. O. pag. 30 »*cortex additur a quo copiosa foliola erumpentia in gemmae corpusculum conglobantur)* zeigt eben, dass ihm die ersten Entwicklungsstadien von Blatt und Knospe überhaupt nicht bekannt waren, was er verfolgte, war wesentlich nur das Wachsthum schon angelegter Theile. Diese Thatsache war wesentlich mit eine der Entstehungsursachen, oder, wenn man will, der Gründe, für das Wiederaufleben der Evolutionstheorie, einer Theorie die auf botanischem Gebiete allerdings insofern wenig Schaden angerichtet hat, als die botanische Forschung zwischen MALPIGHI und

---

[1]) S. die Abhandlung de Seminum generatione in: Opera omnia, Londini. 1686, pag. 57.

Wolff ohnehin eine sehr kümmerliche war,[1] und sich anderen Aufgaben zugewendet hatte. Wir können diese Theorie aber hier schon deshalb nicht übergehen, weil die Principien, aus denen sie hervorging, auch heute noch keineswegs aus der botanischen Literatur verschwunden sind. Wenn Bonnet[2] sagt: »Sie haben nämlich die Zeit, wo die Theile eines Thieres zu existiren angefangen nach derjenigen beurtheilt, wo selbige sichtbar zu werden angefangen haben, gleich wenn Alles, was sie nicht sehen, nicht vorhanden wäre« so glaubt man einen der Sätze zu hören, die noch in unserer Zeit den »Genetikern« von Seiten mancher vergleichender Morphologen entgegengehalten werden. Wenn die Entwicklungsgeschichte nicht übereinstimmt mit bestimmten theoretischen Sätzen so können ja schon vor dem Sichtbarwerden der Organe bestimmte Veränderungen mit ihnen vor sich gegangen sein, der Augenschein selbst aber trügerisch sein.[3] Das ist auch die Stütze der Evolutionstheorie. Nur geht sie noch weiter, und behauptet die Präexistenz des organischen Ganzen. Im Keime sind schon alle Organe vollständig vorhanden, eine Neubildung der letzteren findet also nicht statt, sondern nur Entfaltung und Wachsthum, wozu der Anstoss durch die Befruchtung gegeben wird. Jedes Samenkorn enthält, wie Bonnet sagt, eine Pflanze im Kleinen, also auch die Anlagen der Blüthen, die an einer Tanne z. B. normal erst etwa im fünfzigsten Lebensjahre erscheinen. Da nämlich der Keim alle Theile des künftigen Gewächses enthält, so bekommt dasselbe keine Organe, die es zuvor nicht schon hatte, sondern die vorher unsichtbaren Organe fangen an, sichtbar zu werden (Bonnet a. a. O. pag. 156). »Es kann sein, dass alle Keime einerlei Art ursprünglich in einander eingeschlossen gewesen und dass sie sich nur von Geschlecht zu Geschlecht in einer Progression entwickeln, welche die Geometrie zu bestimmen sucht. — Diese Hypothese der Einschliessung ist der schönste Sieg, den der Verstand über den Sinn erhalten hat, a. a. O. pag. 157. — Es ist lehrreich zu sehen, wie hartnäckig diese Theorie selbst den Erscheinungen der Bastardirung gegenüber, die zu ihrer Beseitigung allein schon hingereicht hätte, festgehalten wurde. Ihr thatsächlicher Ausgangspunkt auf botanischem Gebiete ist ein höchst einfacher. Untersucht man eine Knospe im Herbst, so findet man die Blätter, welche sie im nächsten Jahre entfalten wird, schon angelegt, bei unseren Holzgewächsen meist auch die Blüthen. Gegen das Innere der Knospe hin werden die Blattanlagen immer kleiner. Die Anwendung von Vergrösserungsgläsern zeigt aber noch solche, die dem blossen Auge nicht mehr deutlich wahrnehmbar sind, also, schloss man mit einem logischen Sprunge weiter, wird die Knospe auch alle in späteren Jahren noch aus ihr hervorgehenden Blätter in der Anlage erhalten, nur eben so klein, dass sie auch dem bewaffneten Auge nicht mehr wahrnehmbar sind, es giebt also keine Neubildung sondern nur Entfaltung.

Wie aber alle, selbst die falschen Theorien das Gute haben, dass sie solche, die durch Schulmeinungen sich nicht imponiren lassen, zu erneuter Untersuchung der Thatsachen führen, so war es auch mit der Evolutionstheorie. Denn ihr verdanken wir die ersten, wirklich eingehenden und einschneidenden, in der Botanik aber erst zu einer späten Berühmtheit gelangten entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von Caspar Friedrich Wolff.[1]) Das Interesse, welches ihn bei seinen Untersuchungen leitete, ist, wie auf jeder Seite derselben hervortritt ein theoretisches, die Frage nach dem Wesen der »generatio« und der Nachweis der Unrichtigkeit der Evolutionstheorie, welche eine »Generatio« eine Neubildung, nicht kennt (pag. XII. »*qui igitur systemata praedelineationis tradunt, generationem non explicant, sed eam non dare affirmant*«). An die Stelle dieser Theorie tritt die der »Epigenesis« eine Bezeichnung, die ausdrückt, dass bei der Entwicklung eine wirkliche Neubildung von Theilen stattfindet, eine Neuanlage von Organen an dem ursprünglich ungegliederten Keime.) Dies Resultat ergab sich schon aus seinen Untersuchungen über die Entwicklung des Blattes, welche er an der Bohne verfolgte, und der Blüthe. Er erkennt, dass das Vorhandensein von Blattanlagen in der Knospe, auf welches die Evolutionslehre sich stützte, denn doch nur ein eng begrenztes ist. Untersucht man nämlich eine Knospe genauer: »*donec tandem hoc modo introrsum et deorsum simul penetrando ad substantiam plantae interiorem pervenias, humidam, succis gravidam et nulla amplius folia tenentem*«, so gelangt man damit an die »*extremitas axeos trunci*« in der noch keine Gewebedifferenzirung vorhanden ist. Diese Endigung der Stamm- oder Zweigachse nennt er Vegetationspunkt, und an ihm entspringen Blattanlagen und Zellenzweige als »*propulsiones trunci.*« Damit war eine der fundamentalen Thatsachen in der Entwicklung der Pflanze klargelegt, und der auf unvollständigen Beobachtungen und angeblich philosophischen Betrachtungen beruhenden Evolutionstheorie der Boden unter den Füssen weggezogen. Das auch bei Wolff sich findende, und oft in unleidlichster Weise sich geltend machende speculative Element,[3]) welches namentlich in dem Bestreben hervortritt die thatsächlichen Beobachtungen als Resultat allgemeiner (aber nur auf Spekulation gegründeter) Organisationsverhältnisse erscheinen zu lassen, kann der Bedeutung der durch ihn klar gelegten Thatsachen keinen Eintrag thun.

---

[1] Vergl. Sachs, Geschichte der Botanik. pag. 262.

[2] Bonnet, Betrachtungen über die Natur, übersetzt von Titius. Leipzig 1772.

[3] Ein Beispiel genüge. Um die unbequeme Thatsache, dass der Vegetationspunkt der Inflorescenzen von *Urtica*, Boragineen etc. monopodial (nicht wie die Theorie es verlangt, sympodial) weiter wächst, nimmt ein neuerer Schriftsteller an »dass der Vegetationspunkt bereits mehrere consecutive Sprossanlagen in sich enthalte, deren Anlegung noch mehr beschleunigt worden, so dass eine Art Prolepsis der Sprossanlagen im Vegetationspunkte stattfindet« — ein Satz, den der auf dem Boden der Einschachtelungslehre stehende Bonnet eben so gut hätte schreiben können.

Der Weg, welchen Wolff eingeschlagen hatte, blieb aber zunächst unbetreten, das Interesse wandte sich vor Allem der durch Linné in neue Bahnen geleiteten Systematik zu, während auch die auf der Betrachtung der fertigen

---

[1]) Die Citate im Folgenden beziehen sich auf folgende Ausgabe: Theoria generationis, auctore D. Casparo Friderico Wolff, editio nova Halae ad Salam, 1774. Die erste Ausgabe der »Theorie« ist Wolff's berühmte Inauguraldissertation, welche am 28. Nov. 1759 vertheidigt wurde.

[2]) Man vergleiche damit was Bonnet unter Epigenesis verstand (a. a. O. pag. 160) »Epigenesis: eine Lehrmeinung derjenigen, welche keine vorher gebildeten Keime annehmen sondern behaupten, das Thier werde in der That Stück vor Stück geboren und aneinandergesetzet und dies zwar mittelst der Vereinigung unterschiedlicher Partikelchen, die unter gewissen Verhältnissen zusammenkommen.« (!)

[3]) Speciell gilt das vom *succus nutritivus*, welcher vermöge der *vis essentialis* in der Pflanze sich bewegt. Oft ist es aber auch nur die Ausdrucksform die einen spekulativen Charakter hat. und jedenfalls geht Wigand (Kritik und Geschichte der Lehre von der Metamorphose der Pflanzen 1846) viel zu weit, wenn er bei ihm fast »lauter Theoriensucht und Vorurtheil« findet (a. a. O. pag. 47). Das Bestreben, die Entwicklung der Pflanze aus physiologischen Gesichtspunkten zu verfolgen, welches bei Wolff überall hervortritt, gereicht ihm meiner Ansicht nach nur zur Ehre, so unvollkommen auch die spekulative Grundlage dieser Bestrebungen war.

Organe beruhende Morphologie kaum über die schon vor LINNÉ errungene Stufe hinausging. Entwicklungsgeschichtlicher Voraussetzungen konnte man sich eben so wenig enthalten, wie später die vergleichende Morphologie, allein sie gingen über die Spekulation nicht hinaus, und diese war z. B. in der LINNÉ'schen Prolepsistheorie[1]) unglücklich genug. Dieselbe soll hier mit einigen Worten berührt werden, schon der Behauptung halber, die öfters aufgestellt wurde, dass sie der GOETHE'schen Metamorphosenlehre analog sei. Wir sehen dabei ganz ab von der LINNÉ'schen auf CAESALPINI'schen Anschauungen beruhenden Metamorphosenlehre, wonach die Rinde des Stammes sich in den Kelch, der Bast in die Corolle, das Holz in die Staubfäden, das Mark in das Pistill verwandeln soll und fassen nur die Prolepsistheorie selbst ins Auge. — Es ist eine bekannte Thatsache, dass der Kelch mancher abnormer Blüthen die Form von Stengelblättern annimmt, auch Blumenkrone und Staubfäden sind wie die Analogie der Blüthen mit Knospen schliessen lässt, Blätter, und ebenso ist der Fruchtknoten aus solchen zusammengesetzt, wie gefüllte Blumen vermuthen lassen. »Die Blüthe ist nun nach LINNÉ's Prolepsistheorie nichts, als das gleichzeitige Erscheinen von Blättern, die eigentlich den Knospenbildungen von sechs aufeinanderfolgenden Jahren angehören, so zwar, dass die Blätter der fürs zweite Jahr der Pflanze zur Entwicklung bestimmten Knospe zu Brakteen, die Blätter des dritten Jahres zum Kelch, die des vierten zur Corolle, die des fünften zu Staubfäden, die des sechsten Jahres zum Pistill werden (WIGAND a. a. O. pag. 29). Es würde uns zu weit führen, auf die Hülfshypothesen, welche nöthig sind, um diese Vorstellung den Thatsachen einigermaassen anzupassen, einzugehen, nur so viel sei betont, dass sie vollständig auf dem Boden der Einschachtelungslehre steht, und gerade das Bedürfniss, diese mit der Wahrnehmung zu vereinigen, dass ein Baum, der bei reichlicher Nahrung nur Blätter und Zweige trieb, in ein enges Gefäss eingesetzt, nun sofort zur Blüthe gelangte, scheint mir der Ausgangspunkt der Prolepsistheorie zu sein. Denn die Evolutionstheorie kann natürlich nur eine Einwirkung auf schon vorhandene Anlagen, nicht eine Veranlassung zur Neubildung von Organen in den oben erwähnten Fall annehmen.[2]) Auf der Evolutionstheorie beruht auch der Satz, der Same stelle die ganze Pflanze zusammengedrängt dar. Wir können somit in der Prolepsistheorie nicht den mindesten Fortschritt, sondern nur einen wunderlichen Auswuchs der Evolutionstheorie erkennen. Was uns an derselben am meisten wundert, ist nicht ihre Künstlichkeit und innere Unklarheit, sondern die Thatsache, dass eine Verfolgung der Blüthenbildung einer Gartenbohne, wie WOLFF sie unternommen hat, genügt hätte, die Unnatürlichkeit der ganzen Anschauung darzuthun. Es sind aber von jeher nicht falsch beobachtete Thatsachen gewesen, die den Fortschritt aufgehalten haben, sondern theoretische Vorstellungen.

§ 2. Die Metamorphosenlehre. Wir haben vorhin den Namen Metamorphosenlehre genannt, und zu ihr führt auch der Weg von Wolff aus, auf den wir aber bei derselben noch einmal zurückzukommen haben. Es ist ein wahrer Irrgarten, in welchen wir uns begeben, wenn wir uns mit ihr befassen. Mit Recht sagt Wigand (a. a. O. pag. 129). »Da sehen wir vor Allem keinen bestimmten Ausgangspunkt der Bestrebungen; so oft der Gegenstand ergriffen worden, fast ebenso oft ist er von den verschiedenartigsten Seiten aufgefasst.« Und nicht nur der Gegenstand, auch die Behandlung desselben von Seiten früherer Schriftsteller ist auf die verschiedenste Weise behandelt worden. Soll ja doch selbst Goethe's Metamorphosenlehre zu den Vorläufern der Descendenztheorie gehören! Ueberall handelt es sich bei der Metamorphosenlehre um Entwicklungsvorgänge und schon deshalb gehört dieselbe hierher, aber meist hat man es vorgezogen, die Entwicklung zu construiren, statt sie zu beobachten. Dabei handelte es sich ausschliesslich um die auffälligsten Pflanzenorgane, die Blätter, Wurzeln und Stengel blieben aus dem Spiele.[1]) Nun sehen wir an den Sprossachsen höherer Gewächse ausser den gewöhnlichen Laubblättern eine Anzahl seitlicher Bildungen, welche nicht Zweige sind, sondern theils als Schuppen die Knospen umhüllen, theils in der Blüthe in Form von Kelch, Blumenkrone und Fruchtknoten auftreten oder als »Deckblätter« die Blüthen schützen. Es gehört keine grosse Abstraktionskraft dazu, um auch die Schuppen und Blumenkronblätter als Blätter, wie die Laubblätter zu bezeichnen: sie haben eine ähnliche Stellung wie die Blätter, sind platt und fallen nach kurzer Zeit vom Stengel ab. Eine weitere Einsicht in ihre Natur ist damit nicht gewonnen, sondern eben nur ein genereller Namen, den, wie erwähnt, schon Malpighi und gewiss mancher vor ihm gebraucht haben. Es fragte sich nun, worin besteht das Gemeinsame aller dieser Gebilde und was sind ihre gegenseitigen Beziehungen? Diese Frage ist das Problem der Metamorphosenlehre.

---

[1]) Eine ausführliche Darstellung derselben findet sich in WIGAND's oben genannter Abhandlung.

[2]) Was die Terminologie betrifft, so sagt schon MALPIGHI (a. a. O. pag. 41) »*eadem calycis natura quasi geminis contexta foliolis observatur in silarea et horminio*«, von den Blumenblättern sagt er (pag. 42) »*supra calycem a dilatata caule vel petiolo erumpunt floris praecipua ornamenta, folia scilicet.*« Er kennt auch die Mittelbildungen zwischen Staubfäden und Blumenblättern bei gefüllten Rosen »*frequenter prope staminum petiolos fit mixtura staminis et folii* (pag. 46). Es ist klar, dass die Bezeichnung des Kelches und der Blumenblätter auf der äusseren Aehnlichkeit beruht, welche sie mit den Blättern, zu denen M. auch die Schuppen zählt, haben.

Ihr Begründer ist ohne Zweifel Wolff, denn er hat den ersten Versuch zu ihrer Lösung gemacht, während wir die Subsumtion von Bracteen, Kelch und Corolle unter den Begriff »Blatt« eben nur als eine Namenserweiterung betrachten, wie schon die Thatsache zeigt, dass Malpighi auch die »gamopetale» Corolle als *folium unicum«* auffasst, d. h. ein Gebilde, das Aehnlichkeit mit einem Blatte hat.

Wolff's Metarmorphosenlehre (er gebraucht den Ausdruck Metamorphose übrigens nicht) hängt zusammen mit seiner Vorstellung über die »*Vegetatio languescens*«. Das Blühen der Pflanze ist eine Folge verminderten Nahrungszuflusses, die Blattbildung hört in Folge dessen auf, und an ihre Stelle tritt die Fruktification.[2]) (Vergl. a. a. O. § 95, pag. 55.) Die Folge dieser verminderten Nahrungszufuhr ist, dass die vorhandenen Anlagen (*»quaecumque excreta jam sunt paucius nutriuntur)*« schwächer ernährt werden. Man wird auf diesem Stadium der Pflanze Blätter finden, die mit weniger Verzweigungen als die Laubblätter versehen sind, andere bei denen die Ausbildung der Blattscheibe d. h. des an den Mittelnerven ansetzenden Theiles der Blattlamina, (den Wolff durch Ausscheidung entstehen liess) unterbleibt, oder die des Blattstieles, einiger Blattrippen etc., und der Vegetationspunkt selbst wird an der Bildung neuer »*propul-*

---

[1]) E. Meyer hat es sogar versucht, auch die Wurzeln als Blattbildungen nachzuweisen!

[2]) Sicher liegt dieser Anschauung der Erfahrungssatz zu Grunde, dass Blüthen- und Laubblattbildung miteinander in Correlation stehen, indem bei allzu üppiger Laubbildung die Blüthenbildung unterdrückt erscheint (z. B. bei den Kugelakazien,) und andererseits eine Unterdrückung der Blüthenbildung eine stärkere Entwicklung der vegetativen Theile zur Folge hat (z. B. bei den baumförmig gezogenen Reseden.)

siones« gehindert. Mit anderen Worten es treten Hemmungsbildungen auf, die gradweise gegen die Spitze der Achse hin abgestuft sind (pag. 61). Ein wie man sieht, durchaus klarer und anschaulicher Gedanke. Den theoretischen Auseinandersetzungen folgt die »*historia floris*« die Entwicklungsgeschichte der Blüthe, welche Wolff an *Vicia Faba* sorgfältig untersucht, auch mit Abbildungen erläutert hat, die freilich sehr rudimentär sind, namentlich Malpighi's klaren Zeichnungen gegenüber. Das Objekt der Untersuchung war kein günstiges, doch gelang es ihm zu constatiren, dass die in der fertigen Blüthe mit einander »verwachsenen« Kelchzipfel und Staubblätter als isolirte Organe angelegt und erst durch scheidenförmige Verlängerung ihrer Insertionszone mit einander vereinigt werden (vergl. z. B. pag. 65). Die Staubfäden hielt er allerdings zunächst für Axillarknospen der Kelchblätter, weil er die Anlagen der anfangs in der Entwicklung zurückbleibenden Blumenblätter übersah, ein Irrthum, den er aber später selbst berichtigte. Nach einem Citat bei Kirchhoff[1]) nennt er in einer späteren Arbeit[2]) die Antheren Blattmodificationen. Von den Kronenblättern hebt er die Blattnatur ausdrücklich hervor, ihre Färbung geht leichter und mehr als bei anderen Theilen vom Grünen ins Weisse, Gelbe etc. über, weil sie im Verhältniss zu ihrem Volumen eine grosse Oberfläche besitzen und so den Einwirkungen der Luft (d. h. wohl hauptsächlich des Lichts) und der Wärme *(aëris et caloris effectibus)* am meisten ausgesetzt sind (pag. 68).

Der Grundgedanke der ganzen Anschauung ist, wenn man sie des theoretisirenden Beiwerks entkleidet, klar genug.[3]) Die Pflanze producirt überhaupt nur Laubblattanlagen, deren Ausbildung aber unter bestimmten Umständen (beim Eintreten der *vegetatio languescens)* Hemmungen erfährt, die zu verschiedenen Modificationen führen. Lehrreich ist namentlich die Bemerkung über das Zustandekommen der Blumenblattfarben, welche zeigt, dass Wolff als Organ, welche umgebildet wird, eben das Laubblatt betrachtet, und den Grund dieser Umbildung findet er nicht in einer »Kraft,« die er Metamorphose nennt[4]), sondern in geänderten Ernährungsverhältnissen. Dass Laubblätter, Kelchblätter und Blumenblätter dieselbe Entwicklung zeigen, ist leicht verständlich, wenn letztere modificirte, gehemmte Laubblätter sind. Das Pistill fasste er in seiner ersten Arbeit noch als ein »*ad modum vulgarem trunci*« ausgewachsenes *Punctum vegetationis* auf (pag. 45). Später sagt er:[5]) »In der ganzen Pflanze, deren Theile wir auf den ersten Blick als so ausserordentlich mannigfaltig bewundern, sehe ich nach gründlicher Betrachtung zuletzt nichts als Blätter und Stengel (die Wurzel zum Stengel gerechnet). Alle Theile der Pflanze ausser dem Stengel sind folglich nur modificirte Blätter. Bei der Aufstellung einer Generationstheorie der Pflanzen handelt es sich also zunächst darum, durch Versuche zu finden, auf welche Weise sich die gewöhnlichen Blätter bilden, d. h. wie die gewöhnliche Vegetation geschieht, durch welche Ursachen und Kräfte, — alsdann die Ursachen, Umstände und Bedingungen zu erforschen, welche in den oberen Theilen der Pflanze, wo die scheinbar neuen Erscheinungen und die scheinbar verschiedenen Organe auftreten, zu der bisherigen Vegetation hinzukommen, und dieselbe so bestimmen, dass statt der gewöhnlichen solche modificirte Blätter hervorgehen. So bin ich früher *(theoria generationis)* zu Werke gegangen; ich fand, dass, während je länger die Vegetation fortdauert, um so mehr Blätter erzeugt werden, dagegen von der allmählichen Abnahme und dem endlichen Verschwinden derselben alle jene Abänderungen abhängen, dass also die letzteren eigentlich nur in einem Mangel an Ausbildung beruhen.«[1])

---

[1]) Kirchhoff, Die Idee der Pflanzenmetamorphose bei Wolff und Goethe. Berlin. 1867.

[2]) Novi comm. acad. Petrop. XII. pag. 406.

[3]) Es wird derselbe indess z. B. bei Kirchhoff nicht hervorgehoben; wohl weil der Verf. (ebenso wie Wigand u. A.) eine ganz andere Ansicht von der »Metamorphose« hat; auch ich fasste anfangs Wolff's Darstellung in anderer Weise auf.

[4]) Er gebraucht die Bezeichnung überhaupt nicht.

[5]) Novi comment. Acad. Petropol. XII. 1766—1767. pag. 403. Die Stelle ist citirt bei Wigand. pag. 38.

SCHLEIDEN sagt einmal, es sei ein Unglück für die Botanik gewesen, dass nicht die WOLFF'sche Metamorphosenlehre statt der GOETHE'schen in die Wissenschaft eingeführt worden sei. Ich kann dem nur aus vollster Ueberzeugung beistimmen. GOETHE's Verdienst wird dadurch nicht geschmälert, dass seine Lehre auf die Entwicklung der botanischen Morphologie vielfach einen so trübenden Einfluss geübt hat, immerhin aber ist sie die Quelle der Begriffsdichtung, welche in dichterischem Schwunge über den Wogengang und Wellenschlag der (als persönlich gedachten) Metamorphose sprach. Unabhängig von ihr hat sich dann erst wieder die von WOLFF eingeleitete entwicklungsgeschichtliche Methode erhoben, im Gegensatz namentlich zu der Beschäftigung mit Missbildungen, welche für die Metamorphosenlehre von jeher eine Hauptstütze waren.

WOLFF's Arbeiten waren GOETHE, wie wir aus seinen anziehenden Schilderungen über die Geschichte seines botanischen Studiums wissen, unbekannt. Der Ausgangspunkt ist auch bei beiden ein ganz verschiedener, bei WOLFF die Entwicklungsgeschichte, bei GOETHE die Betrachtung der fertigen Pflanze.

GOETHE[2]) hat in seinem berühmten Essai seine Maximen deutlich genug ausgesprochen. »Das nun das, was der Idee nach gleich ist, in der Erfahrung entweder als gleich oder als ähnlich, ja sogar als völlig ungleich erscheinen kann, darin besteht eigentlich das bewegliche Leben der Natur, das wir in unsern Blättern zu entwerfen denken.« (a. a. O. pag. 4), Blätter (i. e. Laubblätter) Kelch, Krone, Staubfäden sind in geheimer Verwandtschaft zu einander. Sie entwickeln sich nach einander und »gleichsam auseinander.« Die Metamorphose steigt »gleichsam auf einer geistigen Leiter, zum Gipfel der Natur, der Fortpflanzung durch zwei Geschlechter empor.« (Satz 6.) Es leuchtet in den angeführten Sätzen schon ein, dass es sich bei dieser Metamorphosenlehre um einen ganz andern Vorgang handelt, als bei der WOLFF'schen. Die Metamorphose ist auf das Gebiet des Begriffes der Idee verlegt, nur auf diesem kann ja von einer »geistigen Leiter« die Rede sein. Nur so ist es verständlich, wenn wir lesen, dass im Verlauf der Blattbildung die Stengelblätter von ihrer Peripherie herein anfangen sich zusammenzuziehen. Ein einmal gebildetes Blatt kann sich ja natürlich nicht zusammenziehen. Man kann aber eine Braktee begrifflich auf ein Laubblatt reduciren, wenn man von dem wirklichen Vorgange der Entwicklungsgeschichte absehend, sich dieselbe durch Zusammenziehung zu Stande gekommen denkt, Kelch und Krone bestehen ebenfalls aus Blättern, die häufig wie das Vorhandensein von freien Spitzen lehrt, mit einander verwachsen sind. (WOLFF hatte nach dem Obigen den Vorgang schon richtiger erkannt). Die »Verwandtschaft« der Kron- mit den Stengelblättern zeigt sich namentlich auch dadurch, dass auch Stengelblätter (wie bei der Gartentulpe), ganz oder theilweise den Charakter von Kronblättern annehmen können. Ein Staubwerkzeug aber entsteht, wie dies namentlich aus den Erscheinungen an gefüllten Blüthen gefolgert wird »wenn die Organe die wir bisher als Kronblätter sich ausbreiten gesehen, wieder in einem höchst zusammengezogenen und zugleich in einem höchst verfeinerten Zustand erscheinen. Die Zusammenziehung aber geschieht, wie in Satz 67 ausgeführt wird, durch Zusammenziehung der elastischen Spiralfasern, dadurch werden die Gefässbündel auf deren Ausbreitung nach GOETHE die Blattgestalt beruht, verkürzt und das Blatt wird schmäler. Auch die Früchte entstehen aus blattähnlichen Bildungen. Eine Hülse z. B. ist ein einfaches, zusammengeschlagenes an seinen Rändern verwachsenes Blatt.« Wir sind überzeugt, dass mit einiger Uebung es nicht schwer sei, sich auf diesem Wege die mannigfaltigen Gestaltungen der Blumen und Früchte zu erklären; nur wird freilich dazu erfordert, dass man mit jenen oben festgestellten Begriffen der Ausdehnung und Zusammenziehung, der Zusammendrängung und Anastomose wie mit algebraischen Formeln bequem zu operiren und sie da, wo sie hingehören, anzuwenden wisse (Satz 102). — Während WOLFF als Ursache der Blüthenbildung eine *vegetatio languescens* aufstellt, nimmt GOETHE bei der Bildung der Blüthenblattgebilde eine Verfeinerung der Säfte an. Als Zusammenfassung seiner Anschauung hebt er hervor (Satz 119), dass er versucht habe, die verschieden scheinenden Organe der sprossenden und blühenden Pflanze alle aus einem einzigen, dem Blatte zu erklären. Zur Verhütung eines Missverständnisses hebt er aber in dem folgenden Satze hervor, dass die Bezeichnung »Blatt« eigentlich eine mangelhafte sei, da man ein allgemeines Wort haben müsste, »wodurch wir dieses in so verschiedene Gestalten metamorphosirte Organe bezeichnen, und alle Erscheinungen seiner Gestalt damit vergleichen könnte. . . . . denn wir können eben so gut sagen, ein Staubwerkzeug sei ein zusammengezogenes Blumenblatt, als wir vom Blumenblatte sagen können, es sei ein Staubblatt im Zustand der Ausdehnung; ein Kelchblatt sei ein zusammengezogenes, einem gewissen Grade der Verfeinerung sich näherndes Stengelblatt als wir von einem Stengelblatt sagen können, es sei ein durch Zudringen roherer Säfte ausgedehntes Kelchblatt.« Diese Sätze zeigen doch wohl, dass es sich um eine Metamorphose, eine Umbildung dabei gar nicht handelt, sondern nur um eine Verallgemeinerung des Begriffes Blatt, der aber eben dadurch auch zu einem ziemlich unbestimmten wird. Gerade diese Auffassung aber war es, die in der Botanik weiter wirkte. A. BRAUN[1]) charakterisirt 1851 seinen und GOETHE's Standpunkt, indem er sagt: »die geistige Leiter, welche GOETHE in der Metamorphose der Pflanzen erblickt, ist ein sprechender Beweis seiner tieferen Auffassung derselben, denn dass, was den Bildungsprozess der Pflanze von einer Stufe zur andern leitet, was die Stufen zur Leiter vereinigt, was jede Stufe obgleich getrennt von der vorausgehenden, doch als Umwandlungs-

---

[1]) WIGAND meint a. a. O. pag. 60 »ein wissenschaftliches Princip der Identität der Blattorgane sei bei WOLFF noch nicht durchgedrungen; ich denke die obigen kurzen Auseinandersetzungen und die Vergleichung mit der GOETHE-BRAUN'schen Metamorphosenlehre wird das Gegentheil deutlich erweisen. — Dass es sich bei der ganzen Discussion ausschliesslich um die Samenpflanzen, speciell die Angiospermen handelt, braucht bei dem damaligen Stand der Botanik wohl kaum betont zu werden.

[2]) Morphologie, 36. Bd. der COTTA'schen Gesammtausgabe von 1869. — Die Frage ob GOETHE später eine realere Auffassung der Metamorphose gewonnen habe, gehört nicht hierher. Jedenfalls sprechen übrigens die nachträglichen Bemerkungen zur Morphologie nicht dafür, wie z. B. die aus dem Jahre 1831 stammenden Bemerkungen über die Spiraltendenz in der Vegetation zeigen.

---

[1]) Verjüngung. pag. 64.

»stufe derselben erkennen lässt, kann eben nur ein Inneres und Geistiges sein.« und nicht minder deutlich charakterisirt er zwanzig Jahre[1]) später den Standpunkt der Metamorphosenlehre, die nach ihm der Schlüssel zur Morphologie ist. Was dieselbe lehrt, ist »die stufenweise Umgestaltung der wesentlich gleichen Organe nach den verschiedenen Höhen der Entwicklung und den ihnen zugetheilten Aufgaben des Lebens (pag. 294). Wie aber die Wesensgleichheit zu verstehen ist, das erläutert Braun, indem er ausdrücklich erklärt, es sei eine verkehrte Auffassung der Metamorphosenlehre, wenn man das Laubblatt als den eigentlichen Typus des Blattes, die andern Blattformationen als »metamorphosirte« Blattgebilde betrachte (a. a. O.). Die Laubblätter sind vielmehr wie die aller andern Stufen Blätter, denen eine bestimmte Funktion zugetheilt ist. Das »Urblatt« ist eben so wenig ein sichtbares Ding, wie die Urpflanze, welche Goethe sich zu gestalten suchte, man müsste denn darunter das erste Blatt der Pflanze verstehen etc.« Ich habe diesen Standpunkt früher bereits zu charakterisiren versucht.[2]) »Das Blatt ist für die Metamorphosenlehre eben ein Begriff, der nicht in einer einzelnen Form seinen Ausdruck und seine Realisirung findet, sondern eine ganze Anzahl von Formen umfasst, von deren Besonderheit abstrahirt worden ist, um zu dem allgemeinen Begriffe »Blatt« zu kommen. Eben so wenig wie man ein beliebiges Haus als das »Urhaus« bezeichnen kann, kann man auch nach (Goethe's und) Braun's Auffassung eine beliebige Blattformation als das »Urblatt« bezeichnen.« Damit ist auch zugleich der principielle Irrthum der ganzen Anschauung, der mehr als jemand, der sich mit der Geschichte der Pflanzenmorphologie nicht beschäftigt hat, glauben würde hemmend auf deren Entwicklung wirkte, angedeutet. Erst abstrahirt man den Begriff Blatt, indem man die Function und Färbung etc. der Laubblätter, Kelchblätter, Staubfäden etc. als unwesentlich, ihre Stellung zum Stamm, ihr begrenztes Wachsthum als wesentlich und als Bestätigung dieser Wesensgleichheit das gelegentliche Auftreten von Blumenblättern an Stelle von Staubfäden von Laubblättern an Stelle von Kelchblättern etc. betrachtet; dann betrachtet man die Thatsache, dass der Allgemeinbegriff Blatt auf solche verschieden gestaltete Bildungen Anwendung findet als »Metamorphose« dieses als real gedachten Begriffs, der doch eben nichts ist als ein Wort, ein Namen, der aber als etwas Uebersinnliches aufgefasst wird, während alle Versuche, zu einem allgemein giltigen »Begriffe« des Blattes zu kommen fehlschlagen, wie unten auch näher darzulegen sein wird.

Neben dieser idealistischen Metamorphosenlehre hat sich eine andere Auffassung entwickelt, die je nach dem Standpunkte ihrer Vertreter mehr oder weniger Verwandtschaft mit derselben hat, ich will sie als Differenzirungstheorie bezeichnen. Sie kannte eine reale Umbildung, eine Metamorphose im Grunde ebensowenig wie die idealistische Metamorphosenlehre, und sucht nur den Begriff der Wesensgleichheit anders, namentlich entwicklungsgeschichtlich zu fassen. Hanstein steht noch auf dem Boden der ersteren Lehre wenn er sagt[3]) »Der Umstand ferner, dass alle diese (Blatt-) Formen an einem Sprosskörper von unten nach oben in der Entwicklung auf einander folgen, und dabei durch Formübergänge vielfach mit einander verknüpft sind, so dass die ursprüngliche Uebereinstimmung dieser morphologischen Natur um so heller in's Licht tritt, hat sie als Wandelformen eines und desselben organischen Typus erkennen lassen, welcher der Reihe nach sich in alle die einzelnen Formationen umgestaltet. Man bezeichnet diesen mehr theoretischen als thatsächlichen Vorgang als Blattwandlung oder Metamorphose des Blattes.« Also auch hier wieder etwas Unsichtbares, ein »Typus« der sich »verwandelt.«[1]) Der morphologisch (d. h. entwicklungsgeschichtlich) charakterisirbaren »Grundformen« der Pflanzenorgane sind es nach HANSTEIN nur wenige, der physiologischen Aufgaben aber viele, desshalb können die einzelnen »Grundformen« sehr verschiedenen Funktionen dienen. Ganz dieser Anschauung conform hat SCHMITZ[2]) die Behauptung aufgestellt, »und doch sind Stamina und Laubblätter nichts anderes als Phyllome, die zu verschiedenen physiologischen Zwecken verschieden ausgestattet, differenzirt sind, keineswegs sind aber die Stamina metamorphosirte Laubblätter. Stamina und Laubblätter sind nur aequivalent in ihrem Verhältniss zum ganzen Spross und zur tragenden Achse.« Auf demselben Standpunkt steht auch WIGAND (a. a. O. pag. 5). Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass die erste Anlage am Vegetationspunkt für Laubblätter, Kelchblätter, Blumenblätter, Staubblätter etc. dieselbe ist und erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung die den betreffenden Organen eigenthümliche Gestaltung gewonnen wird. »So erkennen wir zunächst in den stets gleichen Rudimenten jene allen den verschiedenen Seitenorganen unterliegende Grundform, und gerade die Umbildung derselben zu den verschiedenen Formen, Blatt, Anthere etc. d. h. die Entwickelungsgeschichte dieser Organe selbst ist in der That als eine Metamorphose und zwar als eine reelle zu bezeichnen.« Dagegen verneint er ebenso wie die oben genannten Autoren eine Umwandlung des einen Gliedes der Reihe z. B. eines Laubblattes in ein anderes. Wir sehen also die Differenzirungstheorie setzt die Wesensgleichheit der Blattorgane in die Uebereinstimmung ihres Ursprungs, nimmt aber eine genetische Beziehung der einzelnen Glieder zu einander nicht an. Demgemäss hat trotz WIGAND's Bemerkung die »Metamorphose« hier keinen realen Sinn, denn die Uebereinstimmung der ersten Entstehung reicht zur Begründung der »Wesensgleichheit« offenbar nicht hin, ganz ähnlich wie die Blattorgane entstehen auch andere Theile der Pflanze am Vegetationspunkt. Woher kommt es, dass nicht nur die erste Anlage dieser Organe, sondern auch die Art und Weise ihrer späteren Ausbildung, welche beide Kelchblätter, Blumenblätter etc. trotz ihrer abweichenden Gestalt schon der rein sinnlichen Betrachtung als »Blätter« erscheinen lassen, gleich sind? Und sodann, woher wissen wir, dass die Anlagen jener Blattorgane »stets gleich« sind. Sie haben ähnliche Form, das ist Alles, aber sicher liegt doch schon in dem Höcker, als welcher ein Blumenblatt z. B. auftritt, die Ursache warum sich dasselbe zum Blumenblatt nicht zum Laubblatt ausbildet. Die Anlagen selbst schon können also keine gleichartigen Bildungen darstellen, und ebenso wenig werden wir im Sinne der HANSTEIN'schen Morphologie annehmen, dass die Pflanze an sich indifferente, in Bezug auf ihre Entstehung übereinstimmende Organe bilde, auf die nun ein in der Pflanze sitzender Bauplan die Funktionen vertheilt, ähnlich wie ein Baumeister dem einen Arbeiter diese, dem anderen jene Beschäftigung zuweist. Die Pflanze bildet vielmehr nur Organe bestimmter Funktion, diese aber hat sich im Laufe der Entwicklung vielfach geändert und mit ihr auch die Form. Eine solche reale Umbildung ist entweder im Verlaufe der Einzelentwicklung noch kenntlich, also ontogenetisch nachweisbar, oder sie ist im Verlaufe der Stammesgeschichte (phylogenetisch) erfolgt, ontogenetisch aber nicht mehr verfolgbar.

---

[1]) A. Braun, Ueber die Gymnospermie der Cycadeen, Monatsber. der Berl. Akad. 1872.

[2]) Botan. Zeit. 1879, pag. 418.

[3]) Beiträge zur allgemeinen Morphologie der Pflanzen. 1882. pag. 30.

---

[1]) E. KRAUSE, »Die botan. Systematik in ihrem Verhältniss zur Morphologie, Weimar 1866, pag. 107, nennt die Blumentheile sogar »verklärte Wiederholungen« der vegetativen Pflanzentheile.

[2]) SCHMITZ, Die Blüthenentwicklung der Piperaceen in HANSTEIN's botan. Abhandlungen. II. Band. 8. Heft. pag. 37.

Eine derartige reale Umbildung lässt sich nun in der That direkt nachweisen, es lässt sich entwicklungsgeschichtlich und experimentell zeigen, dass der wie wir sahen bestrittene Satz, dass ein Glied der Reihe z. B. das Laubblatt sich in ein anderes verwandelt, richtig ist. Für die »Niederblätter« (worunter man die Knospenschuppen und ähnliche Gebilde versteht) habe ich gezeigt, und es soll dies bei Besprechung der Blattentwicklung des Näheren dargethan werden, dass sie hervorgehen aus der jedesmaligen direkten Umbildung einer Laubblattanlage,[1] eine Umbildung, die sich durch geeignete Eingriffe verhindern lässt, wodurch dann die betreffende Blattanlage veranlasst wird, sich wirklich zum Laubblatt auszubilden. Der Anwendung des für die Niederblätter gewonnenen Satzes auf die andern Blattorgane steht principiell demnach jedenfalls nichts entgegen, für die Hochblätter (d. h. Brakteen etc.), schon desshalb nicht, weil sie faktisch in vielen Fällen von den Niederblättern sich nur durch ihr Vorkommen in der Blüthenstandsregion unterscheiden. Allein auch für die Blattgebilde der Blüthe stelle ich denselben Satz auf. Gehen wir der Einfachheit halber aus von den Verhältnissen, wie sie bei den Farnen sich finden. Die sporangientragenden Blätter derselben, die Sporophylle, wie ich sie im Anschluss an Schleiden genannt habe, sind in manchen Fällen gewöhnliche Laubblätter, wie z. B. bei *Aspidium filix mas.* In andern weichen sie von den Laubblättern in mehr oder minder auffallender Weise ab, und das ist auch da der Fall, wo wie z. B. bei *Osmunda regalis* der eine Theil des Blattes steril, der andere fertil ist. Nehmen wir nun z. B. die Sporophylle von *Blechnum Spicant,* die sich von den fertilen Blättern unterscheiden durch ihre aufrechte Stellung und ihre schmäleren Fiederblättchen, anderer Differenzen nicht zu gedenken. Stimmen nun die beiden Blattbildungen nur »in ihrem Verhältniss zur Achse« oder nur in ihrer ersten Entstehung überein? Ich denke, jede unbefangene Betrachtung führt zu dem Schluss: die Sporophylle sind umgebildete Laubblätter, d. h. bestimmte Laubblattlagen werden durch das Auftreten der Sporangien zu einer abweichenden Ausbildung veranlasst, deren Grund zu suchen sein wird einerseits darin, dass zur Bildung der Sporangien Stoffe verbraucht werden, die sonst der Ausbildung des Blattes zu Gute gekommen wären, andererseits darin, dass die mit der Sporangienbildung verbundenen stofflichen Veränderungen einen gestaltbestimmenden Einfluss auf die Entwicklung der Laubblatt-Anlage ausüben. Will man einen Vergleich, so würde ich z. B. die sonderbare Formveränderung herbeiziehen, welche die Sprosse von *Euphorbia Cyparissias* unter dem Einfluss eines in ihnen schmarotzenden Aecidiumpilzes annehmen. Sie verlängern sich, ihre Farbe spielt in's Gelbliche, ihre Blätter bleiben kleiner und schmäler und der Spross gelangt nicht zum Blühen. Kein Zweifel, dass er ohne den Parasiten zu einer normalen Laubblattanlage geworden wäre, seine Formveränderung ist aber eingetreten in Folge von stofflichen, durch den Parasiten ausgeübten Einwirkungen. Ebenso kann man das Verhalten etiolirter Pflanzen hier anziehen, welche unter dem Einflusse des Lichtmangels bestimmte Formveränderungen erfahren. Ganz ähnlich denke ich mir die Umbildung der Laubblätter zu Sporophyllen. Wir können diesen Vorgang auch in auffallender Weise sozusagen direkt verfolgen. *Botrychium Lunaria* hat bekanntlich einen vom sterilen Blattheil sehr auffallend verschiedenen fertilen, der als das unterste, nicht seitlich sondern median entspringende Fiederblatt des sterilen Blattes zu betrachten ist. Nun kommt es gelegentlich vor, dass auch auf den sonst sterilen Blattfiedern Sporangien auftreten, meist auf den untersten, gelegentlich auch auf den obersten Fiederblättchen. Sind es nur wenige Sporangien auf einer Blattfieder, so wird die Struktur der letzteren auch wenig verändert (vergl. Fig. 1, B und C), sind deren mehr, so nehmen die Fiederblättchen theilweise die charakteristische Gestalt des fertilen Blatttheiles an, d. h. während das Assimilationsparenchym (das Mesophyll) nicht zur Ausbildung gelangt, verlängert sich der mittlere Theil des Blattes, an dem die Sporangien oder die schmalen sporangientragenden Seitenblättchen sitzen. Das Auftreten der Seitenfiedern (die an den sterilen Blattfiedern fehlen), ist insofern kein Novum, als auch die sterilen Blattfiedern in ihrem Jugendzustand, wie ich mich überzeugt habe, sehr rudimentäre[1]) Anlagen von Fiederblättchen zweiten Grades besitzen, die aber über den Zustand von kleinen Prominenzen nicht hinausgelangen, und auf derartige Blattfiedern bezogen mir als Crenaturen des Randes erscheinen — bei anderen *Botrychium*-Arten wie z. B.

---

[1] Dasselbe gilt gewiss auch für die verkümmerten Blätter mancher blattartig ausgebildeter Sprosse, z. B. die von *Bossiaea.* Innerhalb ein und derselben Gattung kommen cylindrische Sprosse mit normalen, und flache mit verkümmerten Blättern vor; die Verkümmerung der Laubblätter ist übrigens, wie unten gezeigt werden soll, ein bei Sprossen, deren Sprossachse die Funktion von Blättern übernimmt, ganz allgemeines Vorkommniss.

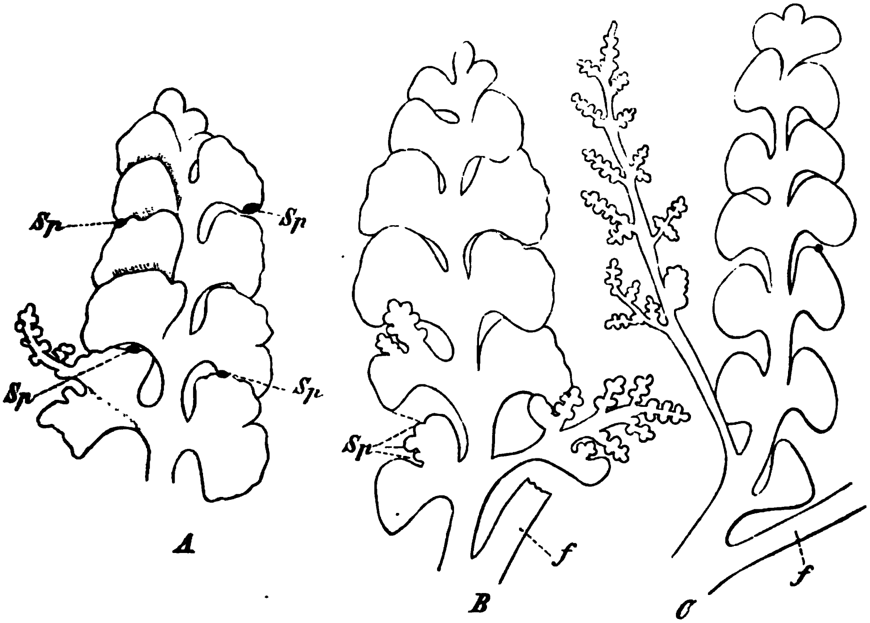


Fig. 1. (B. 322.)

Botrychium Lunaria. Sterile Blattstiele, die ausnahmsweise an einzelnen Fiederblättchen Sporangien (Sp) producirt, und ganz oder theilweise die Gestalt des Sporophylls angenommen haben. f ist bei B und C der untere Theil des Sporophylls. Nat. Grösse.

---

[1]) Damit soll nicht behauptet sein, dass dies rückgebildete Fiederblättchen seien, sondern nur die Uebereinstimmung mit der Anlage der letzteren bei anderen Arten, z. B. *Botrychium rutaefolium* A. Br. Die auffallendste Reduktion in der Blattform findet sich bei *Botr. simplex* Hitch., bei welchem der sterile Blatttheil zuweilen ungetheilt ist.

B. matricariafolium dagegen entwickeln sie sich bekanntlich. Man findet die mannigfaltigsten Mittelformen von Blattfiedern, die in ihrem unteren Theile noch halb vegetativ, oben als Sporophylle ausgebildet sind (z. B. Fig. 1, B) bis zu solchen, die ganz fertil sind. Ich habe Exemplare gesehen, bei welchen die beiden untersten Fiederblättchen des sterilen Blattes vollständig zu Sporophyllen mit wohl ausgebildeten Sporangien geworden waren und ROEPER[1]) hat einen Fall beschrieben, wo der ganze sterile Blattheil fertil geworden war, Sporangien trug und in seiner Ausbildung vollständig mit einem gewöhnlichen Sporophyll übereinstimmte. Man wird nicht behaupten wollen, der sterile Blattheil sei hier durch einen fertilen »ersetzt«, sondern wird zugeben müssen, dass hier eine wirkliche Umbildung eines Laubblattes zu einem charakteristisch gestalteten, von einem Laubblatt auffallend abweichenden Sporophyll eingetreten ist.[2]) Die Ursache dieser Umbildung liegt offenbar im Auftreten der Sporangien. Der Schluss ist ebenso naheliegend als berechtigt, dass dies auch beim normalen (d. h. gewöhnlichen) Sporophyll der Fall ist, d. h. dass auch dieses hervorgeht aus einem Laubblatttheil, der sich zum Laubblatt umbilden würde, wenn nicht das Auftreten der Sporangien das verhinderte und die Stoffe, in Anspruch nähme, die sonst zur Bildung des Blattparenchyms verwendet worden wären.* Damit ist also eine reale Umbildung postulirt und die Wesensgleichheit von sterilem und fertilem Blatte nicht in die Entwicklungsgleichheit, sondern darin gesetzt, dass sie beide Laubblattanlagen sind. Fällt die Sporangienbildung weg, so muss sich das Sporophyll zum Laubblatte ausbilden. Das geschieht auch, wenngleich sehr selten. Man findet dann genau an der Stelle, wo das Sporophyll entspringt, ein gewöhnliches, dem andern sterilen Blatttheil gleichgestaltetes Laubblatt entspringen. Es ist das kein Rückschlag[3]), ein solcher wäre es allenfalls, wenn auf einem mit dem Laubblatte übereinstimmenden Blatte Sporangien sässen — obwohl ich die Nöthigung zu einer solchen Vorstellung nicht einsehe. Wir kommen bei der Blattentwicklung noch einmal auf diesen Punkt zurück. Hier sei nur hervorgehoben, dass was für die Sporophylle der Farne gilt, auch für die der Samenpflanzen (z. B. Staublätter und Fruchtblätter) anwendbar sein wird. Auch diese sind Sporophylle und unterscheiden sich von einem Laubblatt sehr häufig nicht mehr als ein Farnsporophyll (z. B. das von *Botrychium)* von einem Farnlaubblatt. Ein junges Staubblatt von *Pinus silvestris* z. B. ist faktisch auf einem gewissen Stadium ein grünes Laubblatt, später aber bringt die Sporangienbildung Veränderungen mit sich, die ein fertiges Staubblatt von einem Laubblatt weit zu trennen scheinen. Dasselbe gilt natürlich auch für die Blumenblätter, deren verschiedene Färbung und Textur, so wenig wir uns über die bedingenden Faktoren derselben Rechenschaft geben können, uns nicht abhalten kann, sie aus realer Umbildung einer Laubblattanlage hervorgegangen zu denken. Wir schliessen uns also der, im Grunde ziemlich inhaltlosen Differenzirungstheorie nicht an, sondern finden die Wesensgleichheit der Blattorgane darin, dass die Pflanze überhaupt nur einerlei Blätter anlegt, die Laubblätter, deren Ausbildung aber durch Einwirkungen,[1]) die im Verlaufe der Entwicklung auftreten vielfach modificirt wird. Ebenso wie eine Kartoffel nicht aus einem Sprosse sich bildet, der der Anlage nach mit einem Laubsprosse übereinstimmt, sondern aus einer wirklichen Laubsprossanlage, die man auch, unter bestimmten Umständen dazu veranlassen kann, sich zum Laubspross auszubilden,[2]) ebenso ferner wie es unzweifelhaft ist, dass die Spitzen eines mit Laubblättern versehenen, in den Boden eindringenden Circaeasprosses sich dort zu einem schuppige Niederblätter bildenden Ausläufer gestaltet, der mit einem Laubsprosse äusserlich wenig Aehnlichkeit hat, ebenso ist es eine Laubblattanlage, nicht ein »*Phyllom*« oder wie man sonst den Allgemeinbegriff bezeichnen mag, die sich in ein Niederblatt, Hochblatt, Staubblatt, Fruchtblatt etc. verwandelt, wobei oft charakteristische Neubildungen auftreten, die bei der Besprechung der Blattentwicklung geschildert werden sollen.

---

[1]) ROEPER, Zur Systematik und Naturgeschichte der Ophioglosseae, Botan. Zeitung 1859. pag. 261.

[2]) Man wende nicht ein, das sei eine »Missbildung,« und das Heranziehen derselben stehe im Widerspruch zu dem unten über die Berechtigung der Benützung von Missbildungen in morphologischen Schlüssen Gesagten. Die betreffende Erscheinung zeigt vielmehr nur, dass das Auftreten von Sporangien bei *Botyrchium* nicht auf einen Blatttheil lokalisirt ist, ebenso wie dies bei *Osmunda regalis* der Fall ist. Gewöhnlich ist hier noch ein beträchtlicher, unterer Theil des Blattes, das in einem oberen Theile Sporophyll ist, steril. Man findet aber, wenn man Standorte untersucht wo, wie z. B. an einem Punkte an der Ostsee, die Pflanze massenhaft wächst, auch solche fertile Blätter, an denen nur wenige, zuweilen nur zwei untere Blattfiedern noch steril, (vergl. auch ROEPER, Flora Mecklenburgs, I. pag. 103), die anderen fertil sind, — eine Annäherung an das Verhalten von *Osmunda cinnamomea*, wo das fertile Blatt dies in allen seinen Theilen ist. Es wäre also thöricht, hier von Missbildung zu reden, wo es sich nur um ein constant gewordenes Verhältniss handelt. Uebrigens findet man bei *O. cinnamomea* auch häufig die schönsten Mittelformen zwischen sterilen und fertilen Blattformen.

[3]) Das oben Gesagte bleibt ebenso gültig, auch wenn man die, übrigens ziemlich in der Luft stehende Hypothese acceptirt, dass ursprünglich alle Farnblätter fertil gewesen sein müssen. Denn jedenfalls müssten sie dann fertile Laubblätter ähnlich wie die von *Aspidium* u. a. gewesen sein.

Unser Metamorphosenbegriff ist also zunächst ein ontogenetischer, allein er wird erweitert durch Annahme der Descendenztheorie, deren Vereinigung mit der oben erwähnten Differenzirungstheorie bezüglich der Organbildung mir kaum durchführbar erscheint. Um bei den Blättern zu bleiben, so haben wir allerdings in vielen Fällen Grund zu der Annahme, dass nicht nur im ontogenetischen, sondern auch im phylogenetischen Sinne eine Umbildung von Laubblattanlagen vorliegt. Darwin hat in seiner bekannten Abhandlung über Kletterpflanzen eine Anzahl sehr schlagender hierher gehöriger Fälle von Rankenpflanzen namhaft gemacht, deren Ranken umgebildete Laubblätter oder Laubblatttheile sind in dem Sinne, dass die Vorfahren der betreffenden Pflanzen in der That an Stelle der Ranken Laubblätter oder Laubblatttheile producirten. Oder sind vielleicht, wie jene Differenzirungstheorie annimmt auch hier Ranke und Laubblatt nur in ihrem Verhältniss zum Stengel identisch? Ich denke die Antwort kann nicht zweifelhaft sein, ebensowenig wie bei den Schuppenblättern nicht grüner Parasiten und Saprophyten — beobachtet man doch bei der saprophytisch lebenden *Neottia* sogar gelegentlich ein grünes Laubblatt.

---

[1]) Und zwar kann es keinem Zweifel unterliegen, dass diese Einwirkungen stofflicher Natur sind (vergl. Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg, Bd. II.) ganz ebenso wie diejenigen, welche parasitische Thiere auf Pflanzen ausüben.

[2]) Es geschieht das, wenn man die oberirdischen Sprosse abschneidet, ebenso aber bilden sich die Achselsprosse der oberirdischen Sprosse zuweilen knollig aus. So an etiolirten Pflanzen und an solchen, bei welchen die unterirdischen Triebe entfernt werden. In diesen Fällen handelt es sich doch sicher um Umbildung eines Laubsprosses, und dasselbe gilt für die unterirdischen Sprosse.

Wir sind bei den obigen Erörterungen ausgegangen von den höheren Pflanzen und haben deren Gliederung, namentlich die Blattbildung, als gegeben betrachtet. Ohne Zweifel ist auch diese Gliederung selbst nur eine im Verlaufe der Entwicklung herausgebildete, allein von ihr müssen wir zunächst ausgehen, da wir über ihre phylogenetische Entstehung nichts wissen. Uebrigens stossen wir bei den niederen Pflanzen genau auf dieselben Fragen, nur dass sie dort einfacher sich gestalten. Indess dürfte das Obige genügen, um den Unterschied der hier vertretenen Anschauung von der idealistischen sowohl als von der Differenzirungs-Metamorphosenlehre darzuthun. Dass das vom Blatte Gesagte auch vom Sprosse gilt, wurde oben schon hervorgehoben. Hier sei nur noch darauf hingewiesen, dass bei der Umbildung von ganzen Sprossen zu Fortpflanzungszwecken ganz ähnliche Differenzen auftreten, wie bei den Blättern. Ich erinnere hier nur an die Equiseten; bei den einen Arten z. B *Equisetum arvense* ist der Fruchtspross rein als solcher ausgebildet, er besitzt keine grünen Theile, ist also vegetativ nicht thätig, bei andern ist der Spross, wie das Blatt von *Osmunda* in seinem oberen Theile fertil, in seinem unteren vegetativ. Auch hier aber ist dies Verhältniss kein streng fixirtes, denn wir treffen zuweilen auch Fruchtsprosse von *Equisetum arvense*, welche in ihrem unteren Theile als Laubsprosse ausgebildet sind. Ganz Aehnliches wäre von den Compositen anzuführen, die bald wie *Taraxacum* einen blattlosen Inflorescenzschaft, bald wie *Petasites* einen mit Nieder- und Hochblättern (von denen erstere gelegentlich in Laubblätter übergehen), bald einen mit Laubblättern besetzten haben. Und um auch eine im System niedriger stehende Pflanze zu nennen, so trägt *Ectocarpus siliculosus* der Ostsee an einem und demselben Exemplar oft Aeste, die vollständig zu multilokulären Sporangien umgebildet sind, andere, an denen oberhalb und unterhalb der Sporangien noch vegetative Zellen sich befinden. — Die auffallendsten Beispiele von Umbildung finden sich, bei den, unten im Zusammenhang zu besprechenden Parasiten.

§ 3. Entwicklungsgeschichte und Teratologie.[1]) — Es wurde oben schon erwähnt, dass das von Wolff gegebene Beispiel zunächst keine Nachahmung fand. Und auch als man sich entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen wieder zuwandte, waren es zunächst hauptsächlich histiologische Fragen, namentlich die Entstehung der Zellen, welche das Interesse auf sich zogen, während die Organbildung, mit der wir es hier ausschliesslich zu thun haben, in den Hintergrund trat. Es würde zu weit führen, wenn wir die Anfänge entwicklungsgeschichtlicher Forschung auf diesem Gebiete hier verfolgen wollten: die Namen R. Brown, Mirbel, Mohl, Schleiden, Nägeli, welche hier bahnbrechend waren, sind ja bekannt genug; speciell Schleiden war es, welcher die Bedeutung der Entwicklungsgeschichte in nachdrücklichen, scharf pointirten Worten hervorhob und dadurch mehr gewirkt hat, als wenn er die Wissenschaft mit einer Anzahl von Einzeldaten bereichert hätte. Seine »Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik« sind auch, abgesehen von ihrer historischen Bedeutung, heute noch ein Buch, dass man mit Genuss und Nutzen liest, obwohl die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, die er selbst angestellt hat, fast alle als verfehlt sich erwiesen haben.

---

[1]) Man vergl. die interessanten Auseinandersetzungen von Sachs über das Zustandekommen von Missbildungen durch Veränderung der materiellen Beschaffenheit der Organe in Arb. des Bot. Inst. in Würzburg. II. Bd. pag. 463. — Im Obigen ist die Frage zunächst nur vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt aus betrachtet.

Durch die ganze Periode, von der wir hier sprechen, bis auf den heutigen Tag geht der Gegensatz der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungsmethode zu einer anderen, der teratologischen, d. h. derjenigen, welche ihre Schlüsse gründet auf das Auftreten von Missbildungen. Es ist unsere Aufgabe hier die Berechtigung dieser »teratologischen Methode« zu diskutiren.

Was ist eine Missbildung? Es lässt sich das eben so wenig in einer scharfen Definition aussprechen, wie die Charakteristik jeder organischen Bildung überhaupt. Denn wir können nicht angeben, wo das Normale aufhört, das Anormale anfängt, beide sind oft durch die sanftesten Uebergänge mit einander verbunden, und zudem wissen wir, dass das, was wir »normal« nennen, keineswegs eine konstante, sondern eine variable und deshalb nicht scharf fassbare Grösse ist. Wir befinden uns also zunächst der Schwierigkeit gegenüber, zu constatiren, was eine Missbildung, was eine Varietät ist, welch letztere man doch gewöhnlich nicht unter den ersteren Begriff rechnet. Man wird wohl die Differenz beider darin suchen müssen, dass man unter einer Missbildung eine starke Organveränderung, die sehr häufig, aber keineswegs immer, mit einer Funktionsstörung verbunden ist, versteht. So definirt z. B. Darwin:[1]) »unter einer Missbildung versteht man nach meiner Meinung irgend eine beträchtliche Abweichung der Struktur, welche der Art meistens nachtheilig oder doch nicht nützlich ist.« — Moquin Tandon, der Verfasser eines der besten Bücher, das meiner Ansicht nach über Missbildungen im Pflanzenreich bis jetzt geschrieben wurde,[2]) sagt (a. a. O. pag. 18) »l'anomalie est toute modification extraordinaire dans la formation ou le développement des organes, indépendamment de toute influence sur la santé.« Es ist aber ganz unmöglich, Missbildungen und Krankheitserscheinungen auseinanderzuhalten, von Krankheit sprechen wir eben meist dann, wenn wir die Ursache der Missbildung kennen; die durch *Chermes Abietis*, eine Laus, verursachten Missbildungen der Fichtenknospen z. B. sind eine entschiedene Missbildung, zugleich aber auch eine krankhafte Erscheinung, welche aber auf die Gesundheit des Baumes nur dann von nachtheiligem Einfluss ist, wenn sie in grösserer Anzahl auftritt. Und ebenso kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die Vergrünungen der Blüthen, diese Lieblingsdomäne der Teratologen, krankhafte Erscheinungen, Missgeburten sind, deren Entstehungsursachen wir aber in den allermeisten Fällen nicht kennen.

Was bei der einen Pflanze das Normale ist, werden wir bei einer andern als anormal zu bezeichnen oft nicht anstehen. Bei *Vicia Faba* kommt es gelegentlich vor, dass die Blätter fehlschlagen, die Stipulae aber (und zwar, wie ich gezeigt habe, in Folge dieses Fehlschlagens) sich sehr stark entwickeln. Kein Zweifel, dass das eine Missbildung ist. Sie ist aber der normale Zustand bei *Lathyrus Aphaca*, einer andern Papilionacee, bei welcher die fehlgeschlagenen Laubblätter im obern Stengeltheil zu Ranken umgebildet sind. Gelegentlich beobachtet man aber auch hier Pflanzen, die statt der verkümmerten ausgebildete Laubblätter besitzen *(»Lathyrus Aphaca unifoliatus«)*. Es ist die letztgenannte Erscheinung gewiss als eine Rückschlagsbildung zu bezeichnen, die aber, wenn man von unserem heutigen, »normalen« *Lathyrus Aphaca* ausgeht, ebenso eine Missbildung ist, wie z. B. die Ausbildung von Aehrchen auf den sterilen, zu Borsten umgebildeten Zweigen von *Panicum italicum*.[3]) Eine Missbildung ist es ferner, wenn bei manchen Gräsern, namentlich *Poa*-Arten unter Verkümmerung der Blüthen die Aehrchenachse zu einem vegetativen Spross auswächst, der sich von der Mutterpflanze späterhin ablöst.[1]) Wenn sich aber, wie dies bei *Poa alpina* und *Poa bulbosa* der Fall zu sein scheint, Racen gebildet haben, bei welchen diese Missbildung erblich ist, so ist sie bei ihnen zum normalen Zustand geworden, obwohl sie unter dem Einfluss äusserer Bedingungen enstanden ist und steht, wie die analoge Erscheinung, dass bei *Isoëtes lacustris* die Sporangien zuweilen durch vegetative Sprosse ersetzt werden. Wir könnten noch zahlreiche Beispiele zur Illustration des Satzes, dass die Definition dessen, was Missbildung zu nennen sei, keine allgemeine, durchgreifende sein kann, anführen. Am besten charakterisirbar sind noch die Missbildungen, die eine Functionsstörung der missbildeten Organe bedingen, also die Verkümmerung der Sexualorgane einer Blüthe oder die Umbildung von Sporophyllen (»Staubblättern« und »Fruchtblättern«) in Blumenblätter und Laubblätter. Jene Verkümmerung der Sexualorgane aber findet bekanntlich in den Randblüthen mancher Iuflorescenzen regelmässig statt,[2]) z. B. bei *Viburnum Opulus*, in der Kultur erfolgt sie auch bei den inneren Blüthen der Blüthendolde, ebenso wie die Umbildung der meisten Röhrenblüthen von *Dahlia* in Zungenblüthen.

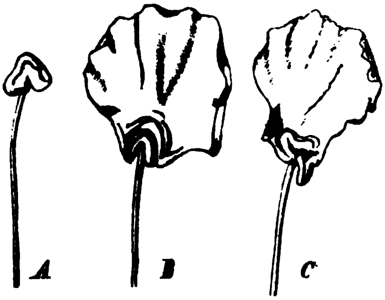
---

[1]) Entstehung der Arten. Deutsche Uebersetzung. 6. Aufl. pag. 63.

[2]) Éléments de tératologie végétale. Paris. 1841.

[3]) Das Vorkommen von »*Panicum italicum setis inflorescentiae spiculiferis*« ist öfters beschrieben worden. Man vergl. A. Braun, Monatsber. der Berl. Akad. 1875. pag. 258.

Betrachten wir zunächst das Verhältniss der idealistischen Metamorphosenlehre, deren festeste Stütze und Ausgangspunkt die Teratologie war, zu derselben. Schon GOETHE[3]) hat unterschieden zwischen »fortschreitender« (oder vorschreitender) und »rückschreitender« Metamorphose. Erstere ist die regelmässige, im normalen Verlaufe der Vegetation stattfindende »von den ersten Samenblättern bis zur letzten Ausbildung der Frucht.« Eine rückschreitende Metamorphose aber finden wir, wenn sich eine »höhere« Metamorphosenstufe in eine »niedere« z. B. ein Staubfaden in ein Kronenblatt verwandelt. Diese Umbildung kann in sehr verschiedener Weise vor sich gehen. Figur 2 zeigt z. B. einen Fall *(Fuchsia)*, in welchem der fadenförmige Theil des Staubfadens, das Filament, unverändert geblieben ist, während sich der obere, die Pollensäcke (Mikrosporangien) tragende in eine blumenblattähnliche Ausbreitung verwandelt hat. In anderen Fällen, wie namentlich bei gefüllten Rosen wird auch das Filament blumenblattähnlich ausgebildet, andere Formen werden unten zu erwähnen sein. Welcher Schluss kann nun aus der Thatsache, dass Staubgefässe sich in anormalen Fällen blumenblattähnlich ausbilden, gezogen werden? Sicher ist, dass es verkehrt wäre, daraus zu folgern, ein Staubgefäss sei ein umgewandeltes Blumenblatt, weil sich eine Staubblattanlage in ein Blumenblatt verwandeln kann. Das geht schon daraus hervor, dass



(B. 323.) Fig. 2.

Missbildete Staubgefässe von *Fuchsia*, deren oberer Theil sich in blumenblattartige Ausbreitungen verwandelt hat, während der untere (das Filament) unverändert geblieben ist. Bei A die schwächste, bei C die stärkste Veränderung. (Nach FRANK.)

---

[1]) GOEBEL, Bot. Zeit. 1880. pag. 822.

[2]) Bekanntlich ist damit eine Vergrösserung und lebhaftere Färbung der Blumenkrone verbunden, welche dazu dient die Infloresceuz für die, die Bestäubung vermittelnden Insekten auffälliger zu machen.

[3]) a. a. O. Einleitung. pag. 8. Satz 6.

man dann auch schliessen müsste, ein Laublatt sei ein umgewandeltes Blumenblatt, denn man findet in nicht seltenen Fällen, z. B. bei der Gartentulpe die der Blüthe nächststehenden Laubblätter in Blumenblätter verwandelt, wobei es auch hier, ebenso wie bei der Umbildung von Staubgefässen in Blumenblätter nicht schwer hält, alle Zwischenstufen aufzufinden. Oder ist, wie man dies in der That angenommen hat,[1]) gestützt auf die Uebergangsstufen zwischen Blumenblättern und Staubgefässen bei *Berberis*, *Nymphaea*, u. a., ferner auf die Thatsache, dass einige Pflanzen Varietäten erzeugen, bei denen die Blumenblätter durch Staubblätter ersetzt sind (z. B. *Capsella bursa pastoris var. decandra* — die vier Blumenblätter sind durch Staubgefässe ersetzt) — das Blumenblatt ein umgewandeltes steriles Staubblatt? Eine kurze Ueberlegung genügt, um auch diese Annahme zurückzuweisen; vielmehr können wir aus den angeführten Thatsachen eben nur den Schluss ziehen, dass zwischen Staubgefässen und Blumenblättern (und ebenso den Carpellen) eine innere Verwandtschaft bestehen müsse, welche wir oben damit zu begründen gesucht haben, dass wir beide für Umbildungen von Laubblattanlagen erklärt haben. Man hat nun die verschiedenen Missbildungsformen von Staubblättern dazu benützt, um zu eruiren, auf welche Weise das Zustandekommen der normalen Staubblätter zu erklären sei. Was diese Versuche betrifft, so leuchtet ein, dass sie für die Ontogenie des Staubblattes ganz überflüssig sind. Denn über die Bildungsgeschichte derselben belehrt uns die Entwicklungsgeschichte. Eine anormale Bildung der Staubblätter aber kann nur dann zu Stande kommen, wenn Einwirkungen auf eine Laubblattanlage sich geltend machen, die sie von der normalen Entwicklung ablenken. Sind jene Umbildungen aber vielleicht geeignet, uns als Basis phylogenetischer Schlüsse zu dienen, stellen sie Rückschläge dar, wie das Auftreten von Laubblättern an Stelle von Ranken bei *Lathyrus Aphaca*? Erinnern wir uns zunächst einer Thatsache, welche die ältere Metamorphosenlehre stets übersehen hat, der nämlich, dass wir an einem Staubblatt zwei Theile zu unterscheiden haben. Einmal das Staubblatt selbst, das Sporophyll, dessen Blattnatur eben so unzweifelhaft ist, als die des Sporophylls z. B. von *Lycopodium Selago*, welches auf seiner Basis ein Sporangium trägt. Das Staubblatt der Angiospermen nun trägt nicht ein, sondern vier Sporangien, welche seinen Geweben eingesenkt sind, die Pollensäcke, welche den zweiten, wichtigsten Theil desselben vorstellen.

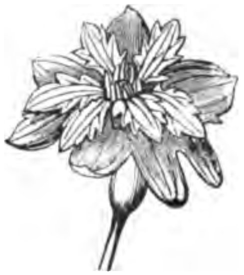


Fig. 3. (B. 324.)

Abnorme Blüthe von *Primula chinensis*. Die Blumenblattanlagen haben sich zu Laubblättern ausgebildet. (Nach CRAMER.)

---

[1]) So z. B. DE CANDOLLE (théorie élémentaire de la botanique. II. Bd. 1819 »*mais les pétales ne peuvent être considérés que comme des étamines avortés et transformés.* (pag. 159.). — Für gewisse Fälle gilt dies gewiss auch in phylogenetischem Sinne. Manche Staminodien bei den Marantaceen sind »*petaloid*« ausgebildet. Eine wirkliche Umbildung eines Staubblattes in ein Blumenblatt findet aber hierbei nicht mehr statt: sondern die Ausbildung der Pollensäcke unterbleibt und die Blattanlage wird zum Blumenblatt. Auch für manche Ranunculaceen (z. B. *Atragene* findet bekanntlich normal petaloide Umbildung von Staubblattanlagen statt; bei *Nymphaea* ein ganz allmählicher Uebergang zwischen Staub- und Blumenblättern: Die äusseren Staubblätter bestehen aus einem blumenblattähnlichen, Pollensäcke tragenden Blatte. Alle diese Uebergänge aber beweisen keineswegs, dass die Blumenblätter abortirte Staubblätter sind, vielmehr stellen beide Modificationen, Umbildungen, eines und desselben Organes, des Laubblattes, vor.

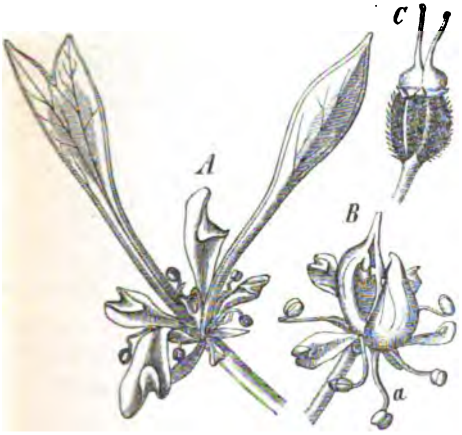
Die vollständigst missbildeten Staubblätter sind nun solche, bei denen die Pollensäcke (Sporangien) gar nicht mehr zur Ausbildung gelangen, ähnlich wie dies oben für das Sporophyll von *Botrychium* in einem Falle geschildert wurde. Es erscheinen dann die Staubblätter entweder als Laubblätter oder als Blumenblätter, letzteres dann, wenn auf die Staubblattanlage vor Anlage der Pollensäcke (Sporangien) die Faktoren einwirken, welche eine Laubblattanlage veranlassen, sich zum Blumenblatt auszubilden. In Mittelfällen erscheinen dann die Pollensäcke mehr oder minder vollständig ausgebildet, meist aber verzerrt. Besonderes Gewicht hat man solchen Staubblattmissbildungen beigelegt, welche ein »vierflügeliges« Blatt darstellen, d. h. ein solches, bei welchem längs des Mittelnerves je zwei Lamellen entspringen. Es unterliegt aber keiner Schwierigkeit, diese Erscheinung aus der normalen Entwicklungsgeschichte des Staubblattes zu erklären. Ein junges Staubblatt stellt vor dem Auftreten der Anlagen des sporenerzeugenden Gewebes einen vierkantigen Körper dar, in dessen vier Kanten sich dann das Archespor[1]) je eines Sporangiums differenzirt. Die vier Kanten wachsen nun in »vergrünten« Staubblättern zu kleinen Blättchen aus, eine Wachsthumserscheinung, die dem gewöhnlichen Zustand gegenüber eine durchaus abnorme ist, die sich aber in ähnlicher Weise gelegentlich auch bei vegetativen Blättern findet. Nichts wäre verfehlter, als jene Blättchen für Umwandlungsprodukte der Pollensäcke zu halten — diese haben sich gar nicht ausgebildet, oder es findet sich ein sehr reducirtes pollenerzeugendes Gewebe. Was also hier zu einem Laubblatt oder Laubblatttheil sich gestaltet, sind nicht die Pollensäcke sondern Theile des Sporophylls. Daraus ergiebt sich, dass wir es mit einer Rückschlagsbildung hier nicht zu thun haben können, ebensowenig als dann, wenn die Staubblattanlage zum einfachen Laub- oder Blumenblatt sich umbildet. Es hätte deshalb keinen Werth, wenn der Leser durch Anführung der Theorien, die auf diese Abnormitäten gebaut wurden, aufgehalten würde. Denn die Erfahrung zeigt, dass nicht diese Theorien sondern die Entwicklungsgeschichte uns über die Gestaltungsverhältnisse der Staubblätter Aufschluss gegeben haben. Dem unbefangenen Blicke kann nicht zweifelhaft sein, dass das Staubblatt einer Angiosperme homolog ist mit dem der Gymnospermen — die Missbildungstheorien, die für die Angiospermen aufgestellt wurden, können aber, wie hier nicht weiter ausgeführt werden kann, auf die Gymnospermen keine Anwendung finden. — Hier sei mit Bezug auf die vergrünten Staubblätter nur noch darauf aufmerksam gemacht, dass, wie schon Engler[2]) hervorgehoben hat, die Möglichkeit der Umwandlung der Staubblattanlage in eine einfache grüne oder blumenblattähnliche Blattspreite bei denjenigen Pflanzen länger vorhanden sein muss, bei welchen die Pollenmutterzellen sich erst auf einem relativ späten Entwicklungsstadium des Staubblattes ausbilden, als bei denjenigen, welche das Archespor schon relativ früh anlegen. Es kommt also bei der Umwandlung von Staubblattanlagen in Betracht erstens die Entwicklungsstufe, auf welcher die Staubblattanlage steht, zur Zeit wo sie den Antrieb zur Umwandlung — wenn dieser Ausdruck gestattet ist — erhält, und auf die Grösse dieses Antriebs.[3]) Je nach dem Auftreten dieser Faktoren erhalten wir ein einfaches oder »vierflügeliges« Laub- oder Blumenblatt oder ein solches mit mehr oder weniger missgebildeten in ihrer Insertion verzerrten Pollensäcken.

---

[1]) Die Bedeutung dieses Ausdrucks s. pag. 311 d. 1. Bandes und unten in dem Abschnitt über vergleichende Entwicklungsgeschichte der Sporangien.

[2]) Beiträge zur Kenntniss der Antherenbildung der Metaspermen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. X. pag. 175 ff.

[3]) Dass derselbe in stofflichen Vorgängen zu suchen ist, geht schon aus der Thatsache der »Füllung« von Blumen bei der Gartenkultur hervor. Uebrigens ist zu berücksichtigen, dass alle



(B. 325.) Fig. 4.

Umbildung des (aus zwei Fruchtblättern zusammengesetzten) Fruchtknotens der Möhre (*Daucus Carota*) nach Cramer. C ein normaler Fruchtknoten mit den beiden Griffeln, nach Entfernung der Blumenblätter; B der Fruchtknoten oberständig geworden, die beiden Fruchtblätter sind getrennt und sie tragen an ihren Rändern Samenknospen. A die Fruchtblattanlage zu grünen Laubblättern umgebildet.

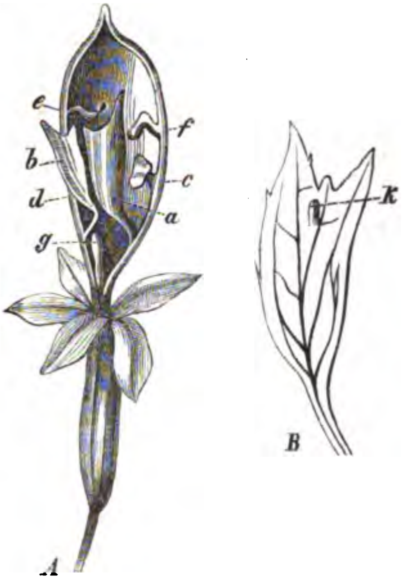


Fig. 5. (B. 326.)

Vergrünung der Blüthe von *Trifolium repens*. Nach Caspary. A das Carpell (Fruchtblatt) ragt über den Kelch hervor, seine Ränder sind nicht verwachsen und tragen Samenknospen (a — g), die mehr oder weniger missbildet sind, die untersten zu Blättchen. B eine der am stärksten umgebildeten Samenknospen, welche ein grünes von Gefässbündeln durchzogenes Blättchen darstellt. K der verkümmerte *Nucellus* (Kern) des Sporangiums.

In noch höherem Grade, als die vergrünten Staubblätter haben die vergrünten Samenknospen Anlass zu morphologischen Hypothesen gegeben. Die Thatsachen sind kurz folgende. Namentlich an kultivirten Pflanzen findet man nicht selten krankhaft veränderte Blüthen, bei welchen ein Theil oder alle Blattorgane der Blüthe laubblattähnlich ausgebildet sind. So z. B. bei *Aquilegia vulgaris*, *Reseda odorata*, *Alliaria officinalis* u. a. Der Grund zu dieser »Vergrünung« ist meistens unbekannt, in einigen Fällen ist sie, wie Peyritsch experimentell nachgewiesen hat, durch Insekten veranlasst, in andern dürfen wir wohl annehmen, dass durch Ernährungsverhältnisse die sexuelle Potenz geschwächt, die vegetative gesteigert ist. In diesen vergrünten Blüthen sind nun namentlich auch die Fruchtknoten mehr oder weniger verändert, man findet sie entweder nur vergrössert, aufgeblasen oder an Stelle jedes Fruchtblattes ein Laubblatt, wie dies z. B. bei *Trifolium repens* (Fig. 5) und in andern Fällen (z. B. bei gefüllten Kirschenblüthen) nicht selten ist. An so vollständig »vergrünten« Fruchtblättern findet man nun meist gar keine Samenknospen mehr, die Bildung derselben ist vollständig unterblieben. Bei *Alliaria officinalis* z. B. findet man auf der vollständigsten Vergrünungsstufe Kelchblätter, Staubblätter und Fruchtblätter vollständig in Laubblätter mit Knospen und Sprossen in den Achseln[1]) umgewandelt,

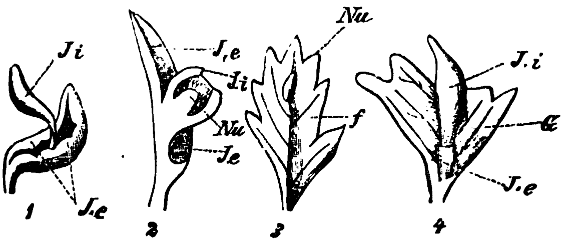
---

Theile der Blüthe offenbar mit einander in Correlation stehen, d. h. dass es der ganze Spross nicht die einzelnen Blätter für sich es sind, die bei der Blüthenbildung eine Umbildung erleiden.

[1]) Auch bei gefüllten Blüthen von *Spiraea* finde ich in den Achseln der Blumenblätter (nicht

an den Fruchtblättern keine Spur von Samenknospen mehr. Es hat sich eben schon ehe die letzteren angelegt waren, der Einfluss geltend gemacht, welcher die Blattanlagen der Blüthenknospen zur Vergrünung veranlasste. In andern Fällen minder vollständiger Vergrünung aber findet man im Fruchtknoten Bildungen, die offenbar aus abnormer Entwicklung der Samenknospen hervorgegangen sind. Und zwar treten eine ganze Anzahl verschiedener Missbildungsformen der Samenknospen auf. Die letzteren bestehen im normalen Zustand bekanntlich aus einem inneren Gewebekörper, dem Kern, neuerdings *nucellus* genannt, welcher den wichtigsten Theil der Samenknospe, den Embryosack, enthält, und von einer oder zwei häutigen Hüllen, den Integumenten, umgeben ist und dem Stiele oder *funiculus*, mittelst dessen die Samenknospe der *Placenta* aufsitzt. Die wichtigste Frage ist nun die, wie verhalten sich die einzelnen Theile der Samenknospe in dem Vergrünungsprocess? Hier ist zu constatiren, dass in allen Fällen die Vergrünung begleitet wird von einer Verkümmerung des Nucellus, also desjenigen Theiles, welcher überhaupt das Charakteristikum der Samenknospe ist, und das ausmacht, was sie von einer beliebigen ähnlichen Gestaltung unterscheidet. Dagegen erfahren die Integumente und oft auch der *Funiculus* eine vegetative Ausbildung, es können aus ihnen blättchenartige Gebilde hervorgehen.

Aus dem Gesagten ergiebt sich nun ohne Weiteres, dass wir in den vergrünten Samenknospen verkrüppelte, krankhaft veränderte Bildungen zu sehen haben. Nichts desto weniger werden in zahlreichen botanischen Abhandlungen diese Missgeburten als solche gepriesen, welche den besten Aufschluss über das Wesen der Samenknospe geben. Die Natur der Samenknospe an derartigen Verkrüppelungen, bei welchen gerade der wichtigste, den Sexualapparat producirende Theil verkümmert ist, studieren zu wollen, ist, wie nicht weiter ausgeführt zu werden braucht, unstatthaft. Wir können es also nur als einen Irrthum betrachten, wenn man derartige Missbildungen als Rückschlagsbildungen auffassen will und uns darüber wundern, dass die Behauptung anfgestellt werden konnte, ein Blättchen auf dem der verkümmerte Nucellus sitzt (unter welcher Form zuweilen die vergrünten Samenknospen auftreten, so in Fig. 6), sei genau homolog mit einem ein Sporangium resp. einen Sorus tragenden Fiederblättchen eines Farn. Als ob ein verkümmertes, in den bis jetzt bekannten Fällen auch nicht einmal einen Embryosack zeigendes Höckerchen mit einem Sporangium auch im Entferntesten etwas zu schaffen hätte! Doch es würde zu weit führen, den Irrwegen der Missbildungs-Logik hier noch weiter zu folgen;



(B. 327.) Fig. 6.

1—3 Vergrünte Samenknospen von *Hesperis matronalis* nach Celakowsky. 1 Eine »verlaubte« Samenknospe mit beiden Integumenten. J.e äusseres, J.i inneres Integument, beide krankhaft verändert. 2 Schematischer Durchschnitt durch eine ähnliche Samenknospe. Nu Nucellus. 3 Eine Samenknospenanlage, die vor Anlage des äusseren Integumentes verkümmert ist und den Nucellus auf der Fläche des »Ovularblättchens« in Form eines verkümmerten Höckers trägt. Fig. 4 Vergrünte Samenknospe von *Alliaria officinalis* nach Velenowsky, äusseres und inneres Integument vorhanden. G Die »Funicularspreite«.

---

zur Entwicklung gelangende) Sprossanlagen, gemäss der allgemeinen Regel, dass eine geschwächte Production von Sexualorganen gesteigerte vegetative Produktion zur Folge hat.

gehören sie doch auch einer Periode der Botanik an, die wir im Wesentlichen jetzt als eine abgeschlossene betrachten dürfen, obwohl selbstverständlich die Aeusserungen derselben aus der Literatur noch lange nicht verschwinden werden.

Hier sind zunächst noch einige der oben erwähnten Formverhältnisse vergrünter Samenknospen in's Auge zu fassen, deren Entstehung ein interessantes Problem bildet, dessen Lösung aber dadurch erschwert wird, dass es aus naheliegenden Gründen nur selten möglich sein wird, die Vergrünung von Samenknospen entwicklungsgeschichtlich zu untersuchen. Vor Allem ist hervorzuheben, dass die Samenknospenanlagen auf verschiedenen Stufen ihrer Entwicklung der Vergrünung unterliegen können, woraus dann natürlich auch verschiedene Vergrünungsstufen resultiren. In Fig. 6, 1, ist eine Samenknospe abgebildet, welche beide Integumente schon angelegt hatte. Das innere (J.i.), welches den Nucellus umschliesst, ist nur wenig verändert, dagegen entspringt es scheinbar auf einem Stiele aus dem kahnförmig gewordenen äusseren Integument, wie dies der schematische Längsschnitt (Fig. 6, 2) einer weniger tief veränderten Vergrünung zeigt. Dass die Vergrünung hier das äussere Integument ergreift, erklärt sich daraus, dass es (wie bei der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle) später angelegt wird, als das innere. Und dass der vom innern Integument umschlossene Nucellus, welcher wie die Entwicklung der normalen Samenknospe zeigt, stets terminal an derselben ist, zur Seite gedrängt erscheint und in der Fig. 6, 2 scheinbar aus der Fläche des geöffneten äusseren Integuments entspringt, kann uns ebenfalls nicht Wunder nehmen, denn wir wissen, dass ein ähnlicher Vorgang vielfach auch in der normalen Samenknospenentwicklung eintritt, indem auch hier bei Samenknospen mit massig entwickeltem Integument die vom Nucellus gebildete Spitze der Samenknospe scheinbar zur Seite gedrängt wird, so dass der Nucellus seitlich ausserhalb der von der Integumentanlage gebildeten Samenknospenspitze hervorzukommen scheint. In Fig. 6, 3 ist die Samenknospenanlage zu einem Blättchen geworden, welches, wie oben erwähnt, den Nucellus auf einer Fläche trägt. Das äussere Integument war hier beim Eintreten der Vergrünung noch nicht angelegt, das innere vielleicht eben erst angedeutet, der Funiculus hat sich ebenfalls blattartig ausgebildet und der Nucellus ist, indem der unterhalb desselben befindliche Theil der Samenknospe als Blättchen über ihn hinauswuchs, in seitliche Stellung gerathen. In Fig. 6, 4 endlich ist ein Fall abgebildet, wo äusseres und inneres Integument bereits angelegt waren, der untere Theil der Samenknospenanlage aber sich blattartig ausgebildet hat und über das äussere Integument hinausgewachsen ist. Endlich finden wir häufig auch die Samenknospe ersetzt durch ein einfaches Blättchen, d. h. die Vergrünung ist eingetreten zu einer Zeit, wo weder Integumente noch Nucellus (resp. Archespor) angelegt waren. Schon dies Endresultat hätte auch wieder zeigen können, wie wenig berechtigt es ist, die Vergrünungen als Rückschlagsbildungen aufzufassen: das Endresultat ist ein einfaches Blättchen, und es wäre absurd, dies als die primitivste phylogenetische Entwicklungsstufe aufzufassen, ebenso wenig als man dies thun kann, wenn der charakteristisch gestaltete sporangientragende Blatttheil einer *Aneimia* beim Unterbleiben der Sporangienbildung als vegetatives Blatt sich ausbildet; die Fortpflanzungsorgane auf deren Entstehung und Entwicklnng es uns in beiden Fällen ankommt, fehlen eben ganz, und in Verbindung und gewiss in causaler Verknüpfung damit[1]) treten dann bestimmte vegetative Erscheinungen auf. Weil ein Integument zu einem Blättchen wird, braucht es aber ebensowenig je ein solches gewesen zu sein, als die Zellgruppe in der Achsel dieses Integumentes, die sich bei Vergrünungen häufig an einem Spross entwickelt, jemals ein Spross gewesen ist. Um also die Gestaltsveränderungen bei der Vergrünung noch einmal zu charakterisiren, so erhalten wir Formen, welche der normalen Samenknospe noch einigermaassen ähnlich sehen, wenn die Vergrünung auf einem späten, solche, die abweichend gestaltet sind, wenn sie auf einem frühen Entwicklungsstadium der Samenknospenanlage eintritt.

---

[1]) Für analoge Fälle habe ich eine solche Correlation früher schon wahrscheinlich zu machen gesucht (Bot. Zeit. 1880. pag. 821) so bei den Sporangienständen von *Selaginella*, bei

Es ist also ganz natürlich, dass wir Mittelstufen zwischen normalen und »vergrünten« Samenknospen, zwischen normal und als Blumen-, resp. Laubblättern ausgebildeten Staubblättern finden. Derartige Mittelformen treffen wir auch sonst. So wurde oben erwähnt, dass man die normal zu Knospenschuppen sich ausbildenden Laubblattanlagen veranlassen kann, sich zu Laubblättern auszubilden, es geschieht dies im Allgemeinen dadurch, dass man eine erhöhte Stoffzufuhr zu diesen Blattanlagen herbeiführt. Geschieht dies ehe die Umbildung der Laubblattanlage zur Schuppe begonnen hat, so erhält man ein normales, gewöhnliches Laubblatt, hat aber die Umbildung schon begonnen, so resultiren Zwischenformen zwischen Laubblättern und Schuppen, d. h. Blattgebilde, deren sonst verkümmernde Spreite entwickelt ist, während der Blattgrund schon eine schuppenförmige Vergrösserung zeigt und der Blattstiel entweder gar nicht, oder doch weniger als bei einem normalen Laubblatt entwickelt ist. Die Analogie dieser Thatsache mit den bei »Vergrünungen« auftretenden Mittelformen liegt auf der Hand. Aehnliche Mittelformen existiren z. B. auch zwischen Schwimmblättern und Wasserblättern amphibischer Ranunkeln. Auch hier ist der Vorgang derselbe und auch hier lässt er sich, wie ich glaube, experimentell hervorrufen. Es kommt eben darauf an, in welchem Entwickelungsstadium eine Schwimmblattanlage den Anstoss zur Umbildung zum Wasserblatt erhält.

Und auch in der Blüthe selbst finden wir ähnliche Mittelstufen. So ist bei *Papaver orientale* die Erscheinung nicht selten, dass die Staubblätter sich in Fruchtblätter verwandeln. Diese Verwandlung ist entweder eine vollständige: das Staubblatt ist mit seinen Rändern verwachsen und umschliesst eine Anzahl von Samenknospen, besitzt auch eine vollständig ausgebildete Narbe, oder sie ist unvollständig, dann finden sich Mittelformen zwischen Staub- und Fruchtblättern, wie die in Fig. 7 abgebildeten, bei welchen auf einem noch mehr oder weniger normalen, mit Pollensäcken versehenen Staubblatt Samenknospen sitzen. Es ist klar, dass trotz dieser Mittelstufen Staub- und Fruchtblatt genetisch gar nichts mit einander zu thun haben, und dass es auch hier auf den Zeitpunkt ankommt, in welchem die Staubblattanlage den Anstoss zur Produktion von Samenknospen erhält, und Aehnliches findet sich bei *Sempervivum tectorum*. (Fig. 8.)

Die Ursachen dieser Missbildungen sind uns ebenso unbekannt, wie die der Vergrünungen. Um so willkommener ist jeder Beitrag zur Ermittelung derselben, wobei von vornherein im Auge zu behalten ist, dass diese Ursachen sehr verschiedene sein können.

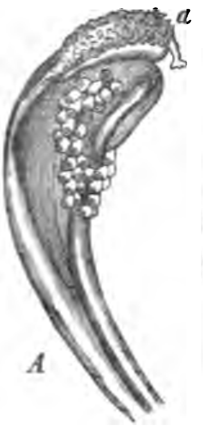
Peyritsch[1]) hat in einer sehr dankenswerthen Arbeit auf experimentellem

---

welchen sich der Vegetationspunkt, der sonst verkümmert, weiter entwickelt, weil die Sporangien verkümmert waren, ferner bei der Durchwachsung von Blüthen, die besonders bei gefüllten Blüthen, also bei solchen, wo die Sexualorgane grösstentheils verkümmern, eintritt.

[1]) Zur Aetiologie der Chloranthien einiger *Arabis*-Arten. Pringsheim's Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XIII. Heft 1.

Wege dargethan, dass bei *Arabis*-Arten Vergrünungen durch Blattläuse hervorgerufen werden. Die Vergrünungen sind verschieden je nach dem Entwicklungsgrade, in welchem sich die Blüthensprosse zur Zeit der Infection befanden, je nachdem eine grössere oder geringere Anzahl von Thieren übertragen wurde und je nach der Empfindlichkeit der Pflanze. Aehnliches beobachtet man auch in Folge der Einwirkung von Pilzen. Vergrünte Blüthen (an denen aber die Integumente der Samenknospen ebenso wie die der erwähnten *Arabis*-Arten nicht blattartig missbildet waren) habe ich z. B. bei *Cakile maritima*, die von *Cystopus* befallen war, beobachtet. Es braucht aber durchaus nicht immer ein Parasit zu sein, welcher den Anstoss zu derartigen Umbildungen giebt, sondern auch andere stoffliche Vorgänge können dasselbe bewirken. Wir kennen dieselben freilich meist nicht. In einem Falle aber ist dies doch, wenn auch nicht mit absoluter Sicherheit möglich. Es sind dies die Fälle von durchwachsenen Fichtenzapfen. Derartige Zapfen, die ebenfalls zu phylo- und ontogenetischen Spekulationen benutzt worden sind, finden wir z. B. beschrieben von einer beschnittenen Fichtenhecke in Upsala, ferner von Fichten, welche an der oberen Baumgrenze wuchsen und deren Gipfel meist abgebrochen oder abgestorben waren. Die Autoren erwähnen diese Thatsache, ohne dieselbe zu der Durchwachsung in causale Beziehung zu setzen. Ich meine aber, es ist eine nahe liegende Annahme, dass die Wegnahme der Sprossgipfel die Ursache des Durchwachsens ist, indem die plastische Substanz, welche sonst den Sprossgipfeln zugeführt worden wäre nun in die Zapfenanlagen geführt wird und dort die erwähnten Erscheinungen hervorruft. Ohne Zweifel liesse sich das Durchwachsen auch experimentell hervorrufen, das ist aber, da an Fichtenstämmen die Zapfen meist hoch oben im Gipfel angelegt werden und dann erst deutlich sichtbar werden, wenn sämmtliche Theile schon angelegt sind, mit bedeutenden Schwierigkeiten verknüpft. Es ist aber eine solche experimentelle Behandlung nicht einmal nöthig, denn die oben her-



(B. 328.) Fig. 7.

Staubblätter von *Papaver orientale*, die theilweise sich in Fruchtblätter verwandelt haben. Bei B ist die Umwandlung weniger weit gegangen als bei A; die Anthere mit ihren Pollensäcken ist normal ausgebildet, nur am unteren Theil der Seitenfurchen finden sich eine Anzahl Samenknospen. Bei A ist die Umbildung weiter fortgeschritten, es sind an der Spitze bei a schon Narbenpapillen entstanden, die Pollensäcke bis auf einen geringen Rest zurückgedrängt. (Nach MOHL.)

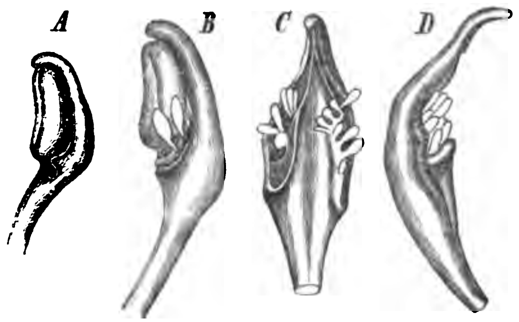


Fig. 8. (B. 329.)

Umwandlung der Staubblätter von *Sempervivum tectorum* in Fruchtblätter (nach MOHL). A—D stellen vier Formen verschiedenen Umbildungsgrades vor, wobei das Staubblatt allmählich breiter wird, die Form eines Fruchtblattes annimmt und an den Seitenfurchen der Antheren Samenknospen erscheinen. Bei A und B sind noch Pollensäcke vorhanden, bei C und D sind sie nicht mehr zur Entwicklung gelangt.

vorgehobenen Thatsachen genügen, wie ich glaube, vollständig. In anderen Fällen können Vergrünungs- und Durchwachsungserscheinungen natürlich auch andere Gründe haben. So eine Schwächung der Sexual-Organe und in Folge dessen eine stärkere Ausbildung der Vegetationsorgane. Ein solcher Fall wurde oben für *Selaginella Lyallii* beschrieben und das »Durchwachsen« der Sporangienähren auf das Fehlschlagen der Sporangien zurückgeführt. Eine Schwächung des Sexualvermögens tritt, wie auch Darwin annimmt, besonders bei Culturpflanzen hervor. Bei gefülltem *Hibiscus Trionum* z. B. findet man nicht nur die Staubblätter sondern auch die Samenknospen in kleine Blumenblättchen verwandelt.

Dass die Teratologie in manchen Fällen uns Fingerzeige für die richtige Auffassung morphologischer Fragen geben kann, das soll gar nicht geleugnet werden. Diese Fragen sind aber doch relativ selten und nicht von hervorragender Bedeutung. Ob eine Missbildung auf Rückschlag beruht (wie z. B. das Auftreten des innern Staubblattkreises von *Iris)*, das geht nicht aus der Missbildung selbst sondern immer erst aus anderen Gründen der vergleichenden Morphologie hervor. Die bisherige Entwicklung der Teratologie aber muss als eine grösstentheils unbrauchbare, ihre Methode, vom Verbildeten auf das Normale zu schliessen, als eine verfehlte bezeichnet werden. Die Teratologie wird nichtsdestoweniger stets ein interessantes Gebiet der Botanik bleiben, aber ihre Aufgabe ist eine andere geworden. Dieselbe ist nicht die aus diesen »Offenbarungen der Natur« das herauszulesen, was die Entwicklungsgeschichte »mit Hebeln und mit Schrauben« derselben nicht abzwingt, sondern die, die Bedingungen des Zustandekommens der Missbildungen zu erklären. Dass dies möglich ist, das zeigen die Versuche mit den Stipeln der *Vicia Faba* (s. u.), die von Peyritsch mit *Arabis* angestellten, und derartige Fälle werden sich häufen.[1] Als eine Ursache von Missbildungen muss auch die gesteigerte Energie betrachtet werden, mit welcher die Stoffzufuhr plastischer Substanzen in einem Vegetationspunkt erfolgt. Dies gilt z. B. für viele Fasciationen. Fasciirte Stengel sehen wir besonders häufig auftreten bei den Stockausschlägen und Wasserreisern, in Fällen also, wo bis dahin ruhenden Sprossanlagen nun plötzlich eine grosse Menge plastischer Substanz zugeführt wird. Auch bei einjährigen Pflanzen lassen sich Fasciationen hervorrufen. Entfernt man z. B. möglichst frühzeitig die Hauptachse der Keimpflanze von *Vicia Faba*, so werden dadurch die Axillarsprosse der Kotyledonen zu raschem Austreiben veranlasst, bei welchem man mannigfaltige Missbildungen, auch Fasciationen des Stengels beobachten kann,[2] während bei normalem Verlauf die betreffenden Sprossanlagen sich langsamer aber normal entwickeln. Aehnlich beobachtet man z. B. bei gestutzten Ulmen, dass die austreibenden Zweige fasciiren oder ihre Blätter kräftig entwickeln. Namentlich erfahren die Stipulae oft eine enorme Vergrösserung, werden grün und bleiben persistent, während sie im normalen Verlauf der Vegetation bekanntlich trockenhäutig sind und bald nach Entfaltung des Blattes abfallen. Einen ähnlichen Effekt wie bei den erwähnten *Ulmus*-Sprossen beobachtet man auch bei den ersten Blättern der soeben erwähnten Axillarsprosse von *Vicia Faba*, welche durch Abschneiden des Hauptsprosses zum Austreiben veranlasst worden sind. Normal ist das erste Blatt eines solchen Sprosses ein Primordialblatt, d. h. viel einfacher geformt als ein normales

---

[1] Interessante Beobachtungen auf zoologischem Gebiet, das von dem Irrgarten missbildeter Logik verschont geblieben ist, hat schon Geoffroy St. Hilaire angestellt.

[2] Sachs (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 613) hat hierauf für *Phaseolus multiflorus* zuerst aufmerksam gemacht.

Laubblatt, es besteht aus einer dreispitzigen grünen Platte, deren Mitteltheil der Anlage der Blattspreite, die Seitentheile aber denen der Nebenblätter entsprechen. Das Ganze ist, wie ich früher wahrscheinlich zu machen gesucht habe, als Hemmungsbildung einer Laubblattanlage zu betrachten, also als ein auf früher Entwicklungsstufe stehen gebliebenes und dann etwas verändertes Laubblatt. Dass das Primordialblatt sich zum Laubblatt entwickeln kann, zeigen die erwähnten Sprosse. Es treten dabei aber die mannigfaltigsten Mittel- und Missbildungsformen zwischen Primordial- und Laubblatt[1]) auf, welch' letzteres bei *Vicia Faba* in der unteren Stengelregion zwei Fiederblättchen und zwischen ihnen die verkümmerte Blattspitze zeigt. Man findet Primordialblätter, deren Spreitenanlage sich nur sehr vergrössert hat, andere, bei denen ein aber nicht sehr scharf abgegliedertes und in den Blattstiel übergehendes Fiederblättchen aufgetreten ist, oder es sind deren zwei, von denen aber eines meist grösser ist als das andere. Der Blattstiel ist gegen die Blattspreite meist nicht scharf abgesetzt, sondern breit und grün, andere wieder stellen vollkommene Laubblätter dar. Offenbar sind die erwähnten, aus einer grösseren Reihe herausgegriffenen Mittelformen auch hier bedingt durch das Entwicklungsstadium der Primordialblattanlage und die Grösse des auf sie eintretenden Antriebs, der hier wie bei *Ulmus* in gesteigerter Stoffzufuhr zu suchen ist — eine zwar allgemeine, aber wenigstens das Wesen der bedingenden Ursache andeutende Bezeichnung.

Derselbe Effect: reichliche und rasche Stoffzufuhr, welcher in den genannten Fällen durch Entfernung bestimmter Sprossanlagen und Ueberführung des für dieselben bestimmten Materials in andere Sprossanlagen herbeigeführt wird, kann natürlich auch direkt auf die ganze Pflanze ausgeübt werden. Bekannt ist ja, dass Fasciationen z. B. bei *Celosia cristata* sogar erblich sind, wenngleich keineswegs streng, da unter den Sämlingen immer manche in die Normalform zurückschlagen, Auch die eigenthümliche Blattbildung von *Lathyrus Aphaca* haben wir oben ja als eine erbliche Missbildung bezeichnet, und es leuchtet schon daraus hervor, wie interessant Untersuchungen über die Faktoren, welche das Zustandekommen von Missbildungen bedingen, sind. Die bisherige Teratologie hat freilich dazu beigetragen, die Missbildungen und deren Studium gründlich zu verleiden, denn häufig genug ist es gegangen wie A. DE ST. HILAIRE sagt:[2]) »*sans cette condition les monstruosités favoriseraient également tous les rêves de l'imagination, et comme disait M.* HENRI DE CASSINI *on verrait en elles tout ce qu'on voudrait y voir.*«

§ 4. »Die morphologische Dignität.« — In engem Zusammenhang mit der Metamorphosenlehre und theilweise auch mit der Behandlung der Teratologie steht die Frage nach dem morphologischen Werth, oder wie man sich auch ausdrückte, nach der »Dignität« oder »Würde« der Organe. Eine genauere Untersuchung zeigt, dass die so ungemein verschiedenen Functionen angepassten Organe der Pflanzen sich doch auf wenige Grundorgane zurückführen lassen, oder mit anderen Worten, dass, wie oben hervorgehoben wurde, ein und dasselbe Organ z. B. ein Laubblatt sich den verschiedensten Functionen anpassen und dabei seine Gestalt ändern kann. Und zwar fassen wir diesen Vorgang nicht als einen ideellen, begrifflichen, sondern als einen realen auf, wie oben bei Besprechung der Metamorphosenlehre näher auseinandergesetzt wurde. Die morphologische Natur der Organe aber wird einerseits aus ihren Stellungsverhältnissen und dem Vergleich mit anderen, verwandten Formen, andererseits, und zwar vorzugsweise, aus der Entwicklungsgeschichte erkannt, denn auf die embryonalen Stadien eines Organs greift die Veränderung desselben meist noch nicht zurück.

---

[1]) Es ist die Entwicklung von Laubblättern aus Primordialblatt-Anlagen zugleich eine experimentelle Stütze der Ansicht, dass die Primordialblätter Hemmungsbildungen von Laubblättern seien.

[2]) Leçons de botanique, pag. 824.

Einige Beispiele mögen dies erläutern. Für die Blattgebilde wurden oben schon angeführt, dass Laubblattanlagen sich in Knospenschuppen, Brakteen, Sporophylle, Blumenblätter und Ranken umwandeln können, und bei Besprechung der Blattentwicklung werden diesen Formen noch andere hinzuzufügen sein.

Aehnliches gilt auch für andere Organe. Die Wurzeln z. B. sind bei den höheren Pflanzen d. h. den »Gefässkryptogamen«, Gymnospermen und Angiospermen bekanntlich annähernd cylindrische, gegen die Spitze verjüngte und mit einer Wurzelhaube versehene in den Boden eindringende Gebilde, welche die Function haben, einerseits die Pflanze im Boden zu befestigen, andererseits aus demselben Wasser und die in demselben gelösten Aschenbestandtheile aufzunehmen. Sie besitzen aber gewöhnlich kein Chlorophyll und nehmen an der Verzweigung des Vegetationskörpers nur insofern Theil, als sie neue Wurzeln nicht aber neue Sprosse erzeugen. Es giebt aber z. B. einige auf Bäumen lebende Orchideen, wie *Angraecum globulosum* u. a.[1]) deren Luftwurzeln nicht in den Boden eindringen, sondern die sonst den Blättern zukommende Function ausüben, sie sind grün, und in Folge dessen die Organe, in denen die Kohlensäurezersetzung vor sich geht, denn die Laubblätter selbst sind zu nicht grünen Schuppen verkümmert. Bei einigen Palmen sind die Wurzeln zu Dornen, bei manchen *Jussiaea*-Arten zu Schwimmorganen umgebildet, während sie bei anderen Wasserpflanzen vollständig verkümmern. Was die Sprossbildung betrifft, so finden wir dieselbe gelegentlich auf den Wurzeln einer grösseren Anzahl von Pflanzen auftreten, bei einer kleineren aber sind die Wurzeln gerade derjenige Theil des Vegetationskörpers, auf dem die normale, sonst am Stengelvegetationspunkt vor sich gehende Seitenzweigbildung stattfindet. So, wie wir aus Warming's interessanten Untersuchungen wissen, bei den Podostomeen, wo in einzelnen Fällen die Wurzeln auch die Gestalt eines breiten, flachen, den Steinen, auf denen die Pflanze wächst, dicht anliegenden Thallus haben, dessen Natur nur durch Verfolgung der Entwicklungsgeschichte erkannt wird. Endlich sind sogar Fälle bekannt, in denen die Wurzeln sich direkt in Sprosse umbilden, so bei *Neottia nidus avis* und *Anthurium longifolium*. —

Für die Umbildungsformen der Sprosse mag ein Beispiel genügen. Ein amerikanisches Gras, *Cenchrus*, besitzt kleine Blüthenknäuel, die von einer mit Stachelborsten besetzten Hülle umgeben sind, welche die beschreibende Botanik ihrer Gestalt wegen als Blatt bezeichnete. Die Entwicklungsgeschichte[2]) aber zeigt, dass die Hülle vielmehr zu Stande kommt durch eigenthümliche Verwachsung eines reich verzweigten Sprosssystemes, dessen einzelne Sprossachsen aber verkümmern, d. h. keine Blüthen und Blätter produciren, sondern zu Stachelborsten werden; durch Verkettung eines aus lauter rudimentären blattlosen Sprossen bestehenden Sprosssystemes kommt hier also eine blattähnliche, mit Stacheln besetzte Hülle zu Stande.

---

[1]) Nach Pfitzer, Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen (mir nur aus dem Referat im botan. Centralblatt, X. Bd., pag. 86. bekannt.

[2]) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Inflorescenzen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XIV. pag. 21.

Dieser Mannigfaltigkeit in der Aus- und Umbildung der Pflanzenorgane gegenüber machte sich das Bedürfniss fühlbar, die einzelnen Organkategorien von einander durch scharfe Definitionen abzugrenzen, wobei zunächst ausgegangen wurde von den »höheren« Pflanzen. Wurzel, Stengel, Blatt sind an denselben nicht erst durch die Botanik unterschieden worden, sondern Begriffe, die aus dem gewöhnlichen Leben herübergenommen sind und für welche die Botanik nur nach der wissenschaftlichen Begründung suchte. Sehen wir in welcher Weise dies versucht wurde. Was zunächst die Zahl der Organkategorien betrifft, so kamen zu den genannten meist noch die Haarbildungen. So unterscheidet Hofmeistfr 1) zwischen Achsengebilden, Blattgebilden und Haargebilden. Unter den Achsengebilden waren Stengel und Wurzel zusammengefasst, letztere als adventive Achsen charakterisirt. Nägeli und Schwendener 2) unterscheiden zwischen Stamm, Blatt, Wurzel und Trichom, eine Unterscheidung die jedenfalls besser ist, als die Hofmeistfr'sche, welche Wurzel und Stengel unter dem ganz unanschaulichen Namen der »Achsengebilde« zusammenfasst. Die Stammgebilde werden als Caulome, die Blätter als Phyllome, die Haare als »Trichome« bezeichnet. Auch Sachs 3) hat früher dieselbe Eintheilung getroffen, und dazu noch die »Emergenzen« gefügt (a. a. O. pag. 164), Gebilde, welche den Trichomen nahe stehen, aber nicht wie sie aus Epidermiszellen hervorgegangen sind. Andere Termini werden im Verlaufe der Erörterung zu erwähnen sein. Für die »niedern« Pflanzen, Algen und Pilze, wurden andere Benennungen gebraucht: Den Vegetationskörper der einzelligen Pflanzen, ferner den aus gleichwerthigen Zellen bestehenden oder den zwar verzweigten, aber nur mit unter sich und dem Mutterorgan gleichwerthigen Verzweigungen ausgestatteten Vegetationskörper nennen Nägeli und Schwendener ein »Phytom« (a. a. O. pag. 594). Dahin gehören Diatomeen, Conjugaten, Nostocaceen etc. Endlich ist noch der Thallus zu erwähnen, worunter ein nicht in Stamm und Blatt gegliederter Spross zu verstehen ist, 4) dem auch Wurzeln in dem morphologischen Sinne, in welchem wir diesen Ausdruck bei höheren Pflanzen gebrauchen, fehlen.

Wenden wir uns zu den höheren Pflanzen zurück, so fragt es sich zunächst, wie die bei denselben aufgestellten Organkategorien von einander sich unterscheiden. Hier ist es vor Allem ein allgemein anerkannter Grundsatz, 5) dass anatomischer Bau und Function eines Organs für die Beurtheilung des morphologischen Werthes derselben ohne Bedeutung sind. Denn die Erfahrung zeigt einerseits, dass Organe, welche dieselbe physiologische Leistung auszuführen haben, in ihrem anatomischen Baue meist mit einander übereinstimmen, andererseits dass, wie die oben angeführten Beispiele zeigen, ein und dasselbe Organ

---

1) Allgemeine Morphologie der Gewächse. pag. 409.

2) Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. II. Auflage. pag. 494.

3) Lehrbuch der Botanik. IV. Aufl. pag. 153.

4) Nägeli und Schwendener sehen den Unterschied von Thallus resp. »Thallom« und »Phytom« darin, dass der erstere »Trichome« producirt. Zwischen Thallus und Phytom lassen sich aber keinerlei scharfe Grenzen ziehen. Der Autor der Bezeichnung Thallus (θάλλος, junger Zweig, Spross) ist, wie es scheint, Acharius. Wenigstens sagt De Candolle (théorie élém. de bot. II. Ed. 1819, pag. 333) thallus; (Ach.) expansion, semblable à une tige ou à une feuille qui compose la plante des Lichens, la fructification exceptée, ou cormus des Lichens.

5) Hofmeister a. a. O. pag. 415. »Uebereinstimmungen oder Differenzen der äusseren Form, des inneren Baus, der Function sind nicht maasgebend für die Deutung eines gegebenen Gebildes als Achse, Blatt oder Haar.«

sich den verschiedensten Functionen anpassen kann. *Ruscus, Xylophyllum* und andere Pflanzen z. B. besitzen Zweige, die wie Blätter geformt und gebaut sind, während das einzige Laubblatt der Sprosse unserer *Juncus*-Arten z. B. *J. effusus, conglomeratus* u. a. in Ansehen und auch in anatomischer Structur so sehr einem sterilen nicht blüthentragenden Stengel gleicht (der bei den Binsen als Halm bezeichnet wird), dass es lange den Namen eines sterilen Halmes trug.[1]) Was nun zur Beurtheilung des morphologischen Werthes übrig bleibt, ist also zunächst die Entwicklungsgeschichte und dann der Vergleich mit anderen, verwandten Pflanzen, vielfach geben auch die Stellungsverhältnisse Anhaltspunkte an die Hand.

Stellt man die morphologischen Eigenschaften aller Blätter zusammen, so bleibt schliesslich nur die eine übrig, dass sie seitliche Bildungen am Stamme sind, denn wollte man z. B. definiren: die Blätter unterscheiden sich vom Stamme durch ihr begrenztes Wachsthum, so wäre das keine irgendwie scharfe Definition. Sehr viele Stengelgebilde haben ein sehr begrenztes Wachsthum, wie z. B. die Kurztriebe der Kiefern, andererseits giebt es Blätter, wie die von *Guarea* und einigen Farnkräutern, deren apikaler Vegetationspunkt mehrere Vegetationsperioden hindurch wächst. Ebenso verhält es sich mit anderen Kriterien. So betheiligen sich bei der Bildung der Seitenzweige meist mehr Gewebeschichten des Vegetationspunktes, als an der der Blätter, allein eine nähere Betrachtung zeigt, dass auch dies Merkmal nicht durchgreift, sondern nur ein Ausdruck der Thatsache ist, dass kräftig entwickelte Sprossungen am Vegetationspunkt auch von Anfang an mehr Substanz desselben zu ihrer Bildung beanspruchen, schwächere Sprosse also nur ebenso viel wie kräftige Blätter. Wenn Hofmeister meinte (a. a. O. pag. 414), ein vom Pflanzenkörper abgegliederter Theil, der im Zustand eines Vegetationspunkts befindlich ein Stengelgebilde aus sich hervorsprossen lässt, kann nicht ein Blattgebilde, sondern muss selbst ein Stengelgebilde sein, so wissen wir heute, dass vielmehr viele Achselsprossen auf der Basis ihrer noch »im Zustande des Vegetationspunktes« befindlichen Stützblätter entspringen, wir wissen, dass die sogen. Adventivsprosse auf den Blättern mancher Farnkräuter ebenfalls auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium angelegt werden u. s. w. Und ebenso geht es mit den der Wachsthumsvertheilung in Stamm und Blatt entnommenen Kriterien.

Kurz, wenn man alle die Merkmale, die aufgestellt worden sind, um den Begriff des Blattes festzustellen, mustern, so sehen wir, dass das einzige allen Blättern gemeinsame Merkmal ihr Verhältniss zum Stengel ist. Wir kommen also zu dem Resultat: »Die morphologischen Begriffe Stamm und Blatt sind correlative Begriffe, eines ohne das andere ist nicht denkbar: Stamm ist nur, was Blätter trägt, Blatt ist nur, was an einem Achsengebilde seitlich in der (l. c.) genannten Weise entsteht.« (SACHS, Lehrbuch der Botanik. IV. Aufl.) pag. 160. Blatt und Stamm gehören also zusammen, und werden zusammen als Spross bezeichnet. Es giebt freilich auch Stengel, die keine Blätter bilden wie die erwähnten Stachelborsten von *Cenchrus*, ferner die kurzen grünen Zweigchen der Spargel, die aussehen wie Blätter, allein dies sind sicherlich rückgebildete Formen. Es ist eben überhaupt ein vergebliches Bemühen, irgend ein organisches Gebilde begrifflich definiren zu wollen, da die Natur nicht nach Begriffen Organe bildet. Was wir anstreben können, das ist nur: eine zweckmässige Nomenklatur des in der Natur Gegebenen und eine Erkenntniss der Umbildungen, welche stattgefunden haben. Wir können wohl innerhalb eines bestimmten Formenkreises z. B. der Moose, Farne oder Gymnospermen Unterscheidungsmerkmale von Stamm und Blatt aufstellen, suchen wir aber das den sämmtlichen Blattbildungen aller dieser Gruppen Gemeinsame herauszufinden, so schwinden die charakteristischen Merkmale immer mehr.

---

[1]) So z. B. auch bei Braun, Verjüngung. pag. 119. Genaueres bei der Blattentwicklung. Die bei Braun a. a. O. gegebene Schilderung der »Grundorgane« der Pflanze ist eines der lehrreichsten Beispiele für die Begriffsdichtung der idealistischen Morphologie, welche Geltung gewann trotz de Candolle und Schleiden. Man vergl. z. B. die Schilderung des Stengels a. a. O. pag. 118: »Da nun die Pflanze ihr Leben nicht in der einzelnen Darstellung erschöpft, da diese vielmehr eine Stufe ist, über welche hinaus die Metamorphose in neuen Darstellungen fortschreitet, so muss auch ein Organ vorhanden sein, durch welches dieser Fortschritt vermittelt wird, in welchem das Leben sich der Befestigung der Stufe nicht hingiebt, nicht einseitig abschliesst, das vielmehr an sich haltend, der Entwicklung eine Zukunft bewahrt, über jede Darstellung, die noch nicht die letzte ist, sich erhebt, als lebendiger, stets erneuter und neue Radien aussendender Mittelpunkt, der seine Bedeutung als individuelles Bildungscentrum erst dann verliert, wenn die letzten und vollkommensten Darstellungen, die Ziel- und Schlussgebilde erreicht sind.« — D. h. mit anderen Worten: Die Blätter entstehen am Stengel, ein Erfahrungssatz, der in der citirten Erörterung nur dichterisch nicht wissenschaftlich umschrieben ist.

Wir kommen darauf unten noch zurück und wenden uns nun zu den Haaren oder »Trichomen.« Was die morphologische Natur der Haare betrifft, wie sie auf Stengeln, Blättern etc. in vielfacher Ausbildung sich finden, so stellte sich heraus, dass sie ganz allgemein bezüglich ihrer Anlage dadurch charakterisirt sind, dass sie entstehen durch Auswachsen Einer Epidermiszelle.[1]) Von hier ausgehend definirte man dann weiter: was aus einer Epidermiszelle hervorgeht, ist ein Trichom, also z. B. auch ein Farnsporangium, welches man zum Unterschied von den echten Haargebilden dann auch wohl als ein »metamorphosirtes Trichom« bezeichnete. Nun ist aber klar, dass mit einer solchen Bezeichnung nichts gewonnen ist als ein schwerfälliger Ausdruck. Denn dass beide Gebilde, Haare wie Sporangien, aus Epidermiszellen entstehen, das kann keinen Grund abgeben, sie in eine Klasse zu bringen, ebenso wenig als man alle Organe, die aus dem (von der Epidermis überwölbten) Periblem des Stammvegetationspunktes hervorhergehen in eine Klasse zusammenwirft. Es gehen aus der Epidermis (dem Dermatogen) ganz oder theilweise auch Blattgebilde hervor, wie das Perigon von *Ephedra* (nach STRASBURGER) und die Blätter von *Elodea* (theilweise). Unter Umständen ferner auch Sprosse, wie die Adventivsprosse auf abgeschnittenen Begoniablättern. Nach den übereinstimmenden Angaben von REGEL und HANSEN entstehen die Adventivsprosse aus der Epidermis, und zwar nach HANSEN sehr häufig (vielleicht immer) aus einer einzigen Epidermiszelle. Nach der üblichen Terminologie wären also diese Sprosse »Trichome« eine offenbar widersinnige Bezeichnung, da Sprosse und Trichome sehr verschiedene Dinge sind.

Trichome gehen aus der Epidermis hervor, das ist ein Erfahrungssatz, aber nach einer bekannten logischen Regel darf man diesen Satz nicht umkehren und sagen »was aus einer Epidermiszelle hervorgeht, ist ein Trichom.« Alle Pilze besitzen kein Chlorophyll, aber nicht alle Pflanzen, welche kein Chlorophyll besitzen, sind Pilze. Es hat für uns also keine sachliche Bedeutung, wenn man ein Integument einer Samenknospe oder ein Farnsporangium als ein Trichom bezeichnet. Eine solche Bezeichnung hätte für uns einen greifbaren Werth nur dann, wenn eine wirkliche Umbildung eines Haares in ein Sporangium vorläge oder dieselbe phylogenetisch zu verstehen wäre. Diese Annahme ist natürlich eine unzulässige. Ein Sporangium ist ein Organ, welches Sporen producirt, das Organ kann bald im Gewebe eines Blattes oder eines Stengels versenkt sein, bald über dasselbe in Form einer kleinen Kapsel vorspringen. Ebenso bestellt ist es mit der »Dignität« der Samenknospen. Es wurde viel darüber diskutirt, ob dieselbe die morphologische Dignität einer Knospe, eines Blattes (resp. Blattheiles) oder Trichoms habe. Fragen wir uns, was das heissen soll, so kann der Sinn dieser Ausdrücke nur der sein: Stimmen die Samenknospen in ihrer Entstehung und Stellung mit Stengel-, Blatt- oder Haargebilden überein? Das ist aber eine Frage von sehr untergeordnetem Interesse. Denn wir wissen, dass die Antheridien einer und und derselben Moospflanze z. B. bald als Stengelendigung, bald an Stelle von Blättern, bald an Stelle von Haaren entstehen In den beiden letzteren Fällen also bald den »Werth« von Phyllomen, bald von Trichomen haben. Ebenso sind die Antheridien der Farne meist »Trichome« (im obigen Sinne) die der Marattaceen aber dem Gewebe eingesenkt, und von einer Hautschicht bedeckt. Das zeigt uns, dass die Entstehung und Stellung hier ganz irrelevant sind, denn ein Antheridium bleibt doch ein und dasselbe, scharf bestimmte Organ, es mag entstehen wo und wie es will. Die obige Fragestellung involvirt vielmehr einen Fehler schon deshalb, weil sie versucht die Samenknospen auf vegetative Organe zurückzuführen, mit welchen sie ja bezüglich des Ortes und der Art ihrer Entstehung übereinstimmen werden und müssen, ohne dass uns aber, wie schon die oben angeführten Beispiele zeigen, diese Uebereinstimmung einen tieferen Einblick in Bau und Natur (Homologie etc.) der Fortpflanzungsorgane gäbe. Da die Natur nun aber einmal Vegetations- und Fortpflanzungsorgane producirt und wir uns mit unseren Begriffseintheilungen an das Gegebene zu halten haben, so ist auch zwischen Vegetationsorganen und Fortpflanzungsorganen zu unterscheiden, denn die letzteren aus einer Umbildung der ersteren sich phylogenetisch entstanden zu denken, ist eine bei den höheren Pflanzen zu in sich widersprechenden Vorstellungen führende Anschauung. Die niederen Pflanzen zeigen uns, dass die Organe sexueller Reproduction schon bei sehr einfacher Gliederung des Vegetationskörpers vorhanden sind, und dann entsprechend der höheren vegetativen Gliederung auch selbst eine höhere Differenzirung erreichen. Da die Gliederung der Pflanze ursprünglich überhaupt nur eine vegetative ist, so müssen die Fortpflanzungsorgane natürlich zu ihrer Bildung vegetative Organe beanspruchen. Eine Eizelle von *Oedogonium* z. B. ist sicher eine umgebildete vegetative Fadenzelle; bei den höheren Pflanzen aber differenzirt sich die Eizelle im Innern eines Gewebekörpers. Eine Samenknospe der Samenpflanzen nimmt zu ihrer Bildung bald die Stengelspitze, bald den Seitentheil eines Blattes, bald die Fläche eines solchen in Anspruch. Dies alles zeigt uns, dass wir es hier mit Organen *sui generis* zu thun haben, zu deren Bildung verschiedene Theile des Vegetationskörpers verwendet werden. Es wird z. B. zur Bildung der Sporangien zweckmässig sein, dass dieselben an der Oberfläche stehen, da sie hier ihre Sporen am leichtesten aussäen können, und sie gehen denn auch meist aus Oberflächenzellen hervor. Haben wir aber dadurch eine tiefere Einsicht in den Bau, oder die Abstammung eines Sporangiums gewonnen, wenn wir es in dieselbe Kategorie wie ein Wollhaar stellen, oder es mit einem Stachel zusammen in die Kategorie der Emergenzen bringen? — Ehe wir indess die Organe klassificiren, ist noch auf eine weitere unberechtigte Anwendung morphologischer Begriffe hinzuweisen. Bei den niederen Pflanzen finden wir den Vegetationskörper nicht mehr in Blatt und Stamm gegliedert, er bildet z. B. bei dem Lebermoose *Metzgeria* eine bandförmige, gabelig verzweigte Gewebeplatte. Einen solchen Vegetationskörper der auch keine Wurzel (d. h. keine so wie die der höheren Pflanzen gebaute) besitzt, nennt man einen Thallus, oder ein Thallom. Es ist aber eine unzweckmässige und zur Verwischung jeder Begriffsbestimmung überhaupt führende Erweiterung dieses Begriffes wenn man die ursprünglich nur auf Vegetationskörper angewendete Bezeichnung verallgemeinert, und nun einen Embryo z. B. so lange er noch nicht in Stamm, Wurzel und Blatt gegliedert ist, ebenfalls als ein »Thallom« bezeichnet. Eben so gut könnte man dann auch ein Pollenkorn oder eine Spore als ein »Thallom« bezeichnen, auch jede Eizelle, denn es kann bei einem Embryo eines Farnkrautes doch keinen Unterschied ausmachen, ob er durch einige Zellwände gefächert ist oder nicht, d. h. also in letzterem Zustand von der unbefruchteten Eizelle äusserlich nur durch eine Membran, die ihn umhüllt, verschieden ist.

---

[1]) Es giebt allerdings auch »innere Haare«, die nicht aus Epidermiszellen hervorgehen. Nach der üblichen Definition wären sie also keine »Trichome.« Trotzdem bezeichnet sie wohl Jedermann so, und das mit Grund, da sie in ihren Eigenschaften mit den Haaren, die aus der Epidermis hervorgehen, übereinstimmen. Dagegen pflegt man die ebenfalls aus der äussersten Zellschicht des Thallus entspringenden gegliederten Zellfäden in den Luftkammern von *Marchantia* nicht als »Trichome« zu bezeichnen, weil sie das Assimilationsgewebe vorstellen, also eine von der der gewöhnlichen Trichome abweichende Funktion haben.

Die Charakteristik der Wurzeln schien insofern leichter, als man hier bei den höheren Pflanzen bestimmte anatomische Merkmale hat. Der Vegetationspunkt der Wurzeln ist bedeckt mit einer Hülle von Dauergewebe, der Wurzelhaube. Allein dies ist auch bei dem Sprossvegetationspunkte der Embryonen von *Araucaria imbricata* und *Cephalotaxus Fortunei,* wie STRASBURGER gezeigt hat, wenigstens eine Zeit lang der Fall. Wurzeln entstehen ferner endogen (allerdings werden auch hiervon Ausnahmen angegeben für *Neottia* von WARMING, für die erste Seitenwurzel des Embryo's von *Ruppia* von WILLE, für die Adventivsprosswurzeln von *Cardamine* von HANSEN). Auch endogen entstehende Sprosse kennen wir aber — freilich nicht viele, z. B. bei einigen Lebermoosen. Auch das Eindringen der Wurzeln in den Boden kann natürlich nicht als charakteristisches Merkmal derselben bezeichnet werden, denn auch viele Sprosse dringen in den Boden ein. Die mangelnde Blattbildung der Wurzeln ist jedenfalls noch das beste Merkmal derselben. — Allein auch ohne dies wird man nur in den seltensten Fällen darüber zweifelhaft sein, ob man es mit einer Wurzel oder einem Sprosse zu thun hat, und am Sprosse selbst wird man im vegetativen Theile bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse kaum je schwanken, ob man einem Organe Blatt- oder Sprossnatur zuerkennen soll. Denn wir urtheilen nicht nach dem Merkmal, das wir von allen Blättern abstrahirt haben, wir erinnern uns nicht der möglichst genauen etwa existirenden Definition des Blattes, sondern wir kombiniren eine ganze Anzahl von Merkmalen, und zwar von solchen, welche der Blattbildung der Gruppe angehören, mit der wir es gerade zu thun haben.

SACHS hat neuerdings[1]), nachdem er constatirt hatte, dass es nicht möglich ist, durch einfache Definitionen organographische Begriffe erschöpfend klar zu legen, den Versuch solche Definitionen aufzustellen ganz fallen gelassen und einen andern Weg eingeschlagen. Er betrachtet die verschiedenen Organe zunächst da, wo sie ihre ganze Vollkommenheit, ihren typischen Charakter darbieten, und versucht dann festzustellen, welche Organe in andern Regionen des Pflanzenreichs mehr oder minder abgestuft dieselben wesentlichen Eigenschaften noch darbieten. Er stellt dabei die physiologischen Eigenschaften in den Vordergrund und theilt den Vegetationskörper der höheren Pflanzen in zwei Organkategorieen: Wurzel und Spross, eine Theilung, deren Naturgemässheit sich auch aus dem Obigen ergiebt, denn es wurde dort ausgeführt, dass Blatt und Stengel ein Ganzes bilden, und die Haare können als reine, so zu sagen, zufällige Anhangsgebilde nicht in Betracht kommen, wo es sich um die allgemeine Gliederung des Pflanzenkörpers handelt, ebensowenig als man am menschlichen Körper neben Kopf, Rumpf und Gliedmaassen auch noch die Haare als wesentliche Bestandtheile aufzählt. Als Wurzel bezeichnet SACHS denjenigen Theil der Pflanze, welcher auf oder in einem Substrat sich befestigend, als Haftorgan und im letzteren Falle zur Aufnahme der im Substrat enthaltenen Nahrung dient. Daraus folgt, dass auch die »wurzelähnlichen« Organe der Thallophyten und Muscineen als Wurzeln bezeichnet werden,[1]) welche man bisher Rhizoïden, Rhizinen u. s. w. nannte, Ausdrücke, welche andeuten sollen, dass jene sehr einfach gebauten Organe zwar dieselbe Funktion wie die Wurzeln, aber anderen Bau und Entstehung zeigen. »Der Spross dagegen, oder das System der Sprosse ist ursprünglich derjenige Theil, welcher ausserhalb des Substrates sich entfaltend die Pflanzensubstanz erzeugt, und ausserdem die Fortpflanzungsorgane, welche niemals an einer Wurzel auftreten, hervorbringt.« Als Spross wird also auch der Thallus (mit Ausschluss der Wurzeln) bezeichnet. Kein Zweifel, dass wir durch diese Bezeichnungsweise einen freieren Ueberblick über die Gesammtgestaltung der Pflanzenformen gewinnen, der zudem den Vortheil grosser Anschaulichkeit hat. Dass dabei genaue morphologische Forschungen nicht überflüssig werden, ist selbstverständlich, nur sollen diese nicht in die spanischen Stiefel von Definitionen eingeschnürt werden. Definitionen aber sollen die oben citirten Charakteristiken nicht sein, sondern sie heben nur die wichtigsten physiologischen Eigenschaften der genannten Theile hervor. Diese Theile treten bei den höchstentwickelten Pflanzen in grösster Vollkommenheit auf, welche SACHS als die typische Ausbildung derselben bezeichnet. Von diesen typischen Formen ausgehend treffen wir einmal umgebildete, metamorphosirte, oder rückgebildete, reducirte Formen, letzteres z. B. bei den Parasiten, und sodann bei einfacher gebauten Pflanzen einfacher gestaltete Organe, rudimentäre Wurzeln und Sprosse, die also von den zurückgebildeten scharf zu unterscheiden sind. Erwähnt sein mag noch, dass die Benennung der Organe nach ihrer physiologischen Bedeutung übereinstimmt mit dem Metamorphosenbegriff, wie er oben zu begründen versucht wurde. Wir gingen dort nicht aus von einem indifferenten »Phyllom« sondern von einem Laubblatt, also von einem Organ bestimmter Funktion, und haben die andere Blattbildung und zwar in realem Sinne als metamorphe Laubblätter betrachtet.

---

[1]) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 5.

---

[1]) Wie dies z. B. schon von MOHL, Verm. Schriften, pag. 16, geschehen ist. Er sagt bei Beschreibung der Wurzeln der Laminarien: Man hat diese Anheftungsscheibe eine Wurzel genannt, allein dagegen wurde Widerspruch erhoben. Beide Parteien haben in ihrer Art Recht; in morphologischer Beziehung ist der Theil, welcher vom Anfangspunkt der ganzen Pflanze abwärts, in entgegengesetzter Richtung von dem nach oben und dem Lichte zugewendeten wächst, und die Pflanze anheftet, eine Wurzel, will man sie hingegen nicht mit dem Namen *radix* belegen, aus ähnlichen Gründen, mit denen man den Thallus nicht *caulis* heisst, so ist dagegen auch nichts einzuwenden, aber dennoch zu bemerken, dass diese Wurzel der Phanerogamenwurzel weit ähnlicher ist, als der Thallus dem Stengel der beblätterten Pflanzen.

Eine Charakteristik der Pflanzenorgane nur nach den Stellungsverhältnissen und der Art und Weise der Anlegung aber führt, wie oben nachzuweisen versucht wurde, zu Widersprüchen und oft nutzlosen Schematisirungen.

Die erwähnten Bezeichnungen geben uns die Gliederung des Vegetationskörpers, ausserdem kommen noch die Fortpflanzungsorgane in Betracht. Die typischen Vertreter derselben sind die Sporangien, welche ungeschlechtliche Sporen produciren und die Antheridien und Archegonien, in welchen die Sexualzellen sich bilden; (vergl. Sachs a. a. O. pag. 15). Von den zahlreichen Fällen, in welchen die Fortpflanzung zusammenfällt mit der Ablösung gewöhnlicher oder besonders zu diesem Zwecke gebildeter Sprosse (Brutknospen, etc.) sehen wir hierbei zunächst ab, sie können als eine besondere Art der Verzweigung aufgefasst werden.

Die Aufgabe der folgenden Darstellung wird es also sein einen kurzen Ueberblick zu geben über das was wir wissen von der Entwicklungsgeschichte:

I. Der Vegetationsorgane, und zwar
  a) des Sprosses
  b) der Wurzel.
II. Der Fortpflanzungsorgane
  a) der Sporangien
  b) der Sexualorgane (Archegonien und Antheridien).

Dabei ist das Hauptgewicht auf die höheren Pflanzen gelegt, da die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse der Algen, Pilze, Moose und Gefässkryptogamen in andern Theilen dieses Handbuches ausführliche Berücksichtigung gefunden haben. — Vor dem Eingehen auf die Einzeldarstellung sind indess noch einige allgemeinere Fragen zu berühren.

§ 5. Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie. Oben schon wurde betont, dass neben der Entwicklungsgeschichte die vergleichende Morphologie das wichtigste Hilfsmittel der Organographie sei. Versuchen wir es nun, das Verhältniss beider Forschungsarten zu einander hier kurz zu erläutern und Rechenschaft darüber zu geben, wie es möglich war, dass beide oft zu ganz verschiedenen Resultaten gelangen. Die vergleichende Morphologie ist hervorgegangen aus der Beschäftigung mit dem natürlichen System, welches eine allseitige Vergleichung der sämmtlichen morphologischen Eigenschaften einer Gruppe fordert. Die Zusammengehörigkeit der Glieder einer Gruppe muss nun auf einer Gemeinsamkeit der Organisation beruhen. Dieses Gemeinsame, oder den »Typus« von welchem sämmtliche zusammengehörige Formen als abgeleitet betrachtet werden können, suchte man durch sorgfältige Vergleichung der morphologischen Eigenschaften der einzelnen Formen zu finden. Seit dem Auftreten der Descendenztheorie haben die Worte »Typus« und gemeinsame Organisation eine reale Bedeutung gewonnen, wir verstehen unter dem Typus die Stammform, unter der Gemeinsamkeit der Organisation die Gemeinsamkeit der Abstammung. Es wäre aber ein Irrthum zu glauben, dass durch die Descendenztheorie eine neue Forschungsmethode aufgekommen sei, die »phylogenetische.« Die »phylogenetische Methode« ist keine andere als die der vergleichenden Morphologie (mit specieller Verwerthung der Entwicklungsgeschichte) nur dass sie über die Begriffe mit denen sie operirt, sich in anderer Weise Rechenschaft giebt, als jene, dass sie sich nicht begnügt mit einer Ahnung des Zusammenhangs, sondern für die Worte »Typus« und »Gemeinsamkeit der Organisation« eine reale Basis fordert. Wenn nun von einer Stammform aus nach verschiedenen Richtungen hin divergente Reihen sich entwickelt haben, so müssen mit denselben bestimmte Veränderungen vor sich gegangen sein, Veränderungen auf deren Auftreten eben die Verschiedenheit der betreffenden Formen beruht. Die Entwicklungsgeschichte würde uns über das Zustandekommen dieser Abweichungen den sichersten Aufschluss geben, wenn dieselben im Verlaufe der Einzelentwicklung sich jedesmal vollziehen würden. Dies ist nun in der That vielfach, aber durchaus nicht immer der Fall. Wir kennen Beispiele in grösserer Zahl, in welche wir aus Gründen der vergleichenden Morphologie mit Nothwendigkeit zu der Annahme getrieben werden, dass bestimmte Organe fehlgeschlagen sind, so in Blüthen z. B. Staubblätter, oder Blumenblätter. Derartige fehlschlagende Organe sind auf frühen Entwicklungsstufen zuweilen noch wahrnehmbar wie z. B. der Kelch der Compositen, die Staubgefässe in den weiblichen Blüthen von *Zea*, der Fruchtknoten in den männlichen derselben Pflanze, zuweilen und zwar gar nicht selten tritt auch in den ersten Entwicklungsstadien keine Spur solcher fehlschlagender Organe auf. Nichtsdestoweniger können wir in solchen Fällen ein Fehlschlagen in phylogenetischem Sinne annehmen, wenn dasselbe durch die Verwandtschaftsverhältnisse nahe gelegt wird. Ebenso sind aber in der Einzelentwicklung zuweilen von Anfang an andere Vorgänge eingetreten, als wir sie nach Analogie der verwandten Formen erwarten sollten, und an derartige Fälle namentlich knüpfen sich Differenzen zwischen der vergleichenden Morphologie und der Entwicklungsgeschichte. Am besten wird das Verhältniss durch Anführung einiger Beispiele erläutert werden.

In den männlichen Blüthen der Cucurbitacee *Cyclanthera* finden wir eine eigenthümliche Ausbildung des männlichen Sexualapparates. Es findet sich nämlich im Grunde der Blumenkrone ein Gebilde, welches, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, aus der Spitze der Blüthenachse hervorgegangen ist, und in seiner Peripherie zwei ringförmige Pollenfächer trägt. Bei den andern Cucurbitaceen dagegen sind die Pollenfächer (Mikrosporangien) wie gewöhnlich, auf den Staubblättern, deren Ausbildung im einzelnen hier nicht in Betracht kommen kann, inserirt. Davon ausgehend nimmt nun die vergleichende Morphologie an,[1]) auch bei *Cyclanthera* liege eine »vollständige congenitale Verwachsung von fünf phyllomatischen Antheren« d. h. fünf Staubblättern vor. Suchen wir diese Annahme näher zu zergliedern. —

»Congenital verwachsen« sind die Staubblätter dann, wenn sie nicht als gesonderte Einzelanlagen am Blüthenvegetationspunkt, sondern in Form eines einheitlichen Ringwalles auftreten. Der Ausdruck hat also nur eine vergleichende Bedeutung, er sagt nur, während bei andern Cucurbitaceen das Androeceum in Form von fünf gesonderten Blattanlagen auftritt, erscheint es bei *Cyclanthera* in Form einer einheitlichen Anlage. Die Schwäche der Bezeichnung aber liegt eben darin, dass sie eine phylogenetische Vorstellung in die Ontogenie hineinträgt, dass sie sich die fünf Staubblattanlagen der Idee nach persistirend denkt, während sie in Wirklichkeit nicht mehr vorhanden sind, sondern durch eine einheitliche Anlage ersetzt werden. Es scheint als beruhe jene Annahme »congenitaler« Verwachsung, Spaltung etc. überhaupt im Grunde noch auf der Annahme einer Unveränderlichkeit der Art. Denn sie denkt sich in dem abgeänderten individuellen Entwicklungsgang der Idee nach wenigstens noch den der Stammform oder des Typus vorhanden, während uns die Entwicklungsgeschichte eben zeigt, dass hier Veränderungen vor sich gegangen sind (»Fälschungen«, wenn man will), welche die ursprüngliche Bildung verwischt haben. Kehren wir zu *Cyclanthera* zurück, so muss jene Annahme der vergleichenden Morphologie noch weiter postuliren, dass die Wandpartien der sämmtlichen fünf »congenital verwachsenen« Staubblattanlagen nicht zur Ausbildung gekommen sind, denn sonst müssten die Pollenfächer in fünf (resp. bei dithecischen Antheren in 10) Abtheilungen getheilt sein, was sie in Wirklichkeit nach den Angaben in der Literatur (ich selbst hatte nicht Gelegenheit die Pflanze zu untersuchen) nicht sind. Wenn wir also versuchen, jener Annahme eine reale Bedeutung zu geben und sie mit der Entwicklungsgeschichte in Einklang zu bringen, so sagt sie uns: es ist anzunehmen, das *Cyclanthera* von einer Form abstammt, welche fünf Staubblätter besessen hat. Diese kommen aber bei der Gattung, wie wir sie jetzt kennen, nicht zur Ausbildung, sondern der Pollen bildet sich in zwei ringförmigen einer Anschwellung der Blüthenachse eingesenkten Fächern. Auf diese Weise wird das, was wir über die Entwicklung wirklich wissen, d. h. das Resultat der Einzelentwicklung auseinandergehalten von dem auf Analogie mit den verwandten Formen beruhenden Analogieschluss. Ein solcher aber ist überall mit im Spiel, wo es sich um »congenitale« Vorgänge handelt, für welche in der Besprechung der Blüthenentwicklung noch Beispiele anzuführen sein werden. Allein auch in der vegetativen Sphäre fehlen sie nicht ganz. Wir kennen Fälle, wo statt zweier Blätter nur ein einziges gebildet wird, zuweilen in der Weise, dass zwei Blätter angelegt werden, aber diese Anlage sehr früh dadurch unkenntlich gemacht werden, dass statt derselben sich nur eine Blattanlage entwickelt. So z. B. bei den Nebenblättern mancher *Galium*-Arten (z. B. *Galium palustre)* ferner am Kelch der Composite *Lagascea*[1]) etc. Auch in diesen Fällen liegt nicht eine »congenitale Verwachsung« zweier Blattanlagen, sondern Ersatz derselben durch eine einzige vor. — Es genüge kurz darauf hingewiesen zu haben, worin die Differenzen zwischen den Resultaten der Entwicklungsgeschichte und denen der vergleichenden Morphologie begründet sind. Wie ein Organ entsteht, das kann uns nur die Entwicklungsgeschichte zeigen, die selbstverständlich Täuschungen ebenso unterworfen ist, wie jede Untersuchungsmethode überhaupt, und auf Grund der Entwicklungsgeschichte werden wir auch die morphologischen Verhältnisse der fertigen Pflanze zu beurtheilen haben. Die vergleichende Morphologie aber zeigt uns auf Grund der Vergleichung blutsverwandter Pflanzen, dass die betreffenden Entwicklungsverhältnisse abgeleitete sein können, d. h. sich entfernen von denen der gemeinschaftlichen Stammform. Sie macht aber eine irrige Voraussetzung, wenn sie sich die Verhältnisse der Stammform immanent noch in der abgeleiteten denkt. Uebrigens braucht wohl kaum darauf hingewiesen zu werden, dass, da die vergleichende Morphologie es wesentlich mit Analogieschlüssen zu thun hat, schon hierin, wie auch die Erfahrung bestätigt, eine Quelle der Unsicherheit liegt. Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie müssen sich also gegenseitig ergänzen.

---

[1]) Vergl. z. B. EICHLER, Blüthendiagramme. I. pag. 312.

§ 6. **Organbildung und Zellenanordnung.** SCHLEIDEN, der sich um die Entwicklungsgeschichte bekanntlich sehr grosse Verdienste erworben hat, weniger durch eigene Untersuchungen, als durch Betonung der Bedeutung derselben für die Morphologie, sagt bei Besprechung der Blattentwickelung:[1] »Erst dann wird hier ein Fortschritt möglich sein, wenn wir den ganzen Bildungsprocess des Blattes in die Bildungsgeschichte seiner einzelnen Zellen aufgelöst haben.« Derselbe Gedanke ist noch vielfach sonst ausgesprochen worden, und fand seine Realisirung wenigstens für viele Thallophyten, Muscineen und Gefässkryptogamen durch die von Naegeli begründete Fragestellung und genaue Praecision in der Untersuchung der Zelltheilungsfolgen. Zunächst ist klar, dass eine nähere Kenntniss über das Zustandekommen des zelligen Baues der Pflanzen auch für die Untersuchung der Organenentwicklung von grosser Bedeutung ·sein muss. Wissen wir doch, dass jede Pflanze ein Entwicklungsstadium durchläuft, in welchem sie aus einer einzigen Zelle besteht,[2] sei diese nun eine Eizelle oder die ungeschlechtlich erzeugte Spore eines Mooses, Farnkrauts, einer Alge oder eines Pilzes. Allein nur bei wenigen Pflanzenabtheilungen besteht auch der fertige Vegetationskörper noch aus einer Zelle. Gewöhnlich ist vielmehr mit der Entwicklung aus dem einzelligen Zustand eine mehr oder weniger ausgiebige Zellvermehrung verbunden. Diese erfolgt ausschliesslich durch Zelltheilung, die in mehreren Modifikationen auftritt, deren Einzelnheiten hier nicht zu verfolgen sind. Was auch für die Organbildung wichtig ist, dass ist die Thatsache, dass neue Zellen nur aus schon vorhandenem hervorgehen. eine Neubildung von Zellen ausserhalb von Zellen also nicht stattfindet. Was von der ganzen Zelle gilt, das gilt eben auch von den einzelnen geformten Bestandtheilen derselben. Wir kennen von denselben speciell den Zellkern, und die Chlorophyllkörper. Es geht aus den neueren Untersuchungen hervor, dass die sämmtlichen Zellkerne, welche in den Zellen einer erwachsenen, vielzelligen Pflanze vorhanden sind, hervorgegangen sind aus der Theilung des Zellkerns der Eizelle, aus welcher die Pflanze sich entwickelt hat. Eine Neubildung von Zellkernsubstanz findet nicht statt, sondern nur Wachsthum und Theilung der schon vorhandenen. Es ist die Thatsache insofern von theoretischer Bedeutung für die Organbildung, als, wie es scheint, die Befruchtung hauptsächlich darauf beruht, dass dem Zellkern der Eizelle Substanz des männlichen Befruchtungselements, bei den Moosen und Farnen z. B. des Spermatozoïds zugeführt wird. Das Spermatozoïd aber besteht der Hauptsache nach aus Zellkernsubstanz, welche sich mit der des Kernes der Eizelle vereinigt. Da nun die sämmtlichen Kerne der erwachsenen Pflanze indirekt durch Theilung des Eikerns entstanden sind, so werden sie auch minimale Quantitäten der Substanz des Spermatozoïds enthalten, und folglich in ihrer Entwicklung von dieser beeinflusst werden. Es ist diese Kontinuität der Substanz, wie ich sie kurz bezeichnen möchte, bei der Beurtheilung der Faktoren, auf denen die Vererbung beruht, zu berücksichtigen. Diese Kontinuität der Substanz gilt aber nicht blos für die Zellkerne, sondern auch für andere geformte Inhaltsbestandtheile der Zellen. So die protoplasmatischen Grundlagen der Chlorophyllkörper: auch diese sind offenbar in der ganzen Pflanze hervorgegangen aus der Theilung der in der Eizelle vorhandenen Körper.

---

[1]) Der Kelch wird fünfblättrig angelegt, zwei Blättchen »verwachsen« aber zu einem, welches oben oft noch zweispitzig ist, zuweilen bleiben sie auch getrennt (BUCHENAU, Bot. Zeit. 1871. pag. 357.)

Untersuchen wir nun die Zellenanordnung in jugendlichen Organen, in denen intensive Zelltheilung stattfindet, also in Vegetationspunkten, Embryonen etc., so zeigt sich, dass die Richtungen der neu auftretenden Theilungswände keine willkürlichen sind, dass nicht jede einzelne Zelle ihr von den übrigen unabhängiges

---

[1] Grundzüge der wiss. Botanik. 1. Aufl. II. Bd. pag. 167.

[2] Die Fälle von Fortpflanzung der Ableger, durch Isolirung von Sprossen etc. werden hier absichtlich ausser Betracht gelassen, da sie nur sekundäre Modifikationen vorstellen.

Wachsthum besitzt, sondern, dass das Wachsthum und die demselben folgende Anordnung der Zellwände bedingt ist von dem Gesammtwachsthum des betreffenden Organes.[1]) Das letztere aber prägt sich am auffallendsten in der äusseren Form aus, welche der wachsende Zellkörper annimmt. Wir finden dem entsprechend auch, dass Querschnitte mit annähernd kreisförmigem Umriss durch ganz verschiedene Organe uns die nämlichen Zellnetze darbieten, dass ferner kugelige Haare uns eine ganz ähnliche Zellenanordnung zeigen mit jungen Embryonen derselben Form etc. Daraus geht hervor, dass der oben angeführte Schleiden'sche Satz auf einer Ueberschätzung der Bedeutung der zelligen Struktur und der Rolle, welche die einzelne Zelle beim Gesammtbau des Pflanzenkörpers spielt, beruht, ohnehin ist die in demselben enthaltene Forderung für die Samenpflanzen gar nicht mehr durchführbar. Die Zellenanordnung selbst aber ist demgemäss ein Problem, das in die Physiologie gehört, nicht in die Organographie, für welche letztere die Berücksichtigung der Zellnetze vielfach ein wichtiges, aber häufig sehr überschätztes Hilfsmittel ist. Sie wird z. B. von Nutzen sein, wo es sich darum handelt, die Vertheilung des Wachsthums oder verkümmerte Organe, die kaum mehr zur Anlage gelangen, nachzuweisen, Verwachsungen zu untersuchen oder zu verfolgen, wie von der Eizelle aus die Weiterbildung des Embryo erfolgt. Gerade in letzterer Hinsicht aber hat sich das Resultat ergeben, dass auch ein Eingehen auf die Zelltheilungsfolgen uns nicht nur Erkenntniss allgemeiner Entwicklungsregeln geführt hat. Und dasselbe gilt im Grunde auch von der Zellenanordnung in den Vegetationspunkten, auf welche hier noch kurz einzugehen ist, speciell insoweit, als dieselbe zur Organbildung am Vegetationspunkte in Beziehung steht oder gebracht wurde.

Es wurden zunächst zwei Kategeorien von Zellanordnungen in den Vegetationspunkten unterschieden: Vegetationspunkte mit Scheitelzelle und solche ohne Scheitelzelle. Der erstere Fall ist bei Thallophyten, Muscineen und Gefässkryptogamen weit verbreitet, wenngleich auch hier nicht der ausschliesslich vorkommende. Er ist dadurch charakterisirt, dass sämmtliche Zellen des Vegetationspunktes sich ihrer Abstammung nach auf eine einzige, am Scheitel desselben gelegene Zelle zurückführen lassen, es theilt sich die Scheitelzelle in bestimmter Reihenfolge in je zwei Theilzellen, von denen die eine, das Segment, den Vegetationspunktzellen hinzugefügt wird, und in den Gewebeaufbau desselben mit eintritt, während die andere den Charakter der Scheitelzelle behält, und nach einiger Zeit wieder ein Segment bildet. Es ist also die Scheitelzelle eigentlich nach jeder Theilung eine andere, da sie aber ihre Form dabei stetig beibehält, so spricht man von der Scheitelzelle als ob es immer ein und dieselbe wäre. Auf ihre verschiedene Form und Segmentirung kann hier nicht eingegangen werden, es genüge, auf einige Beispiele

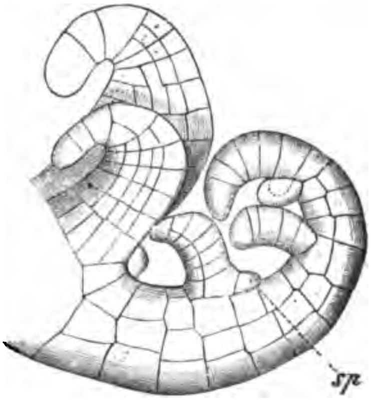


Fig. 9. (B. 330.)

Polyzonia jungermannoides. Der eingerollte Vegetationspunkt bildet zwei Reihen einschichtiger Blätter, bei sp eine Sprossanlage, die sich aus dem Blattgrunde entwickelt.

---

[1]) Vgl. Hofmeister, Lehre von der Pflanzenzelle, pag. 128 ff. und besonders die grundlegenden Abhandlungen von Sachs, über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen, und Ueber Zellenanordnung und Wachsthum, in Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, II. Bd.

hinzuweisen, wobei wir uns ausschliesslich an die Sprossvegetationspunkte halten, da die Zellenanordnung der Wurzelvegetationspunkte am zweckmässigsten bei Besprechung der Wurzelentwicklung erörtert wird.

Eine sehr einfache Zelltheilungsfolge findet z. B. statt im Vegetationspunkt der Floridee *Polyzonia jungermannoides*. Das Ende desselben wird eingenommen von der Scheitelzelle, von welcher durch Querwände Segmente abgeschnitten werden, welche annähernd die Form von Cylinderscheiben besitzen, und deren weitere Differenzirung nur darin besteht, dass sie durch einige Längswände getheilt werden und noch bedeutend in die Länge wachsen, aus diesen Segmenten nehmen, wie aus der Figur 9 ersichtlich ist, die Blätter (und auch die Haftwurzeln) ihren Ursprung.

Complicirter ist die Form und Theilungsweise der Scheitelzelle bei Muscineen und Gefässkryptogamen, bei welchen aus der Scheitelzelle der vielzellige Komplex des Vegetationspunktes hervorgeht. Als Beispiele diene hier *Equisetum*, von welcher Pflanze die Fig. 10 einen axilen Längsschnitt des Vegetationspunktes zeigt. Die Spitze desselben ist eingenommen von der grossen, dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle, welche nach drei Seiten hin Segmente bildet; die Art und Weise, in welcher dies geschieht, erhellt aus der Vergleichung der Horizontalprojektion (Fig. 10 B) mit dem Längsschnitt (Fig. 10 A). In dem aus den Segmenten der Scheitelzelle hervorgegangenen Gewebe des Vegetationspunktes lassen sich zweierlei Wandrichtungen unterscheiden: solche, welche dem Umfang gleichsinnig verlaufen, perikline Wände (nach SACHS), und solche, die diese und deren Umfang (entweder verlängert gedacht oder direkt) annähernd rechtwinklig schneiden: antikline Wände. Diejenige peripherische Zellschicht, welche sich später zur Epidermis gestaltet, ist am Vegetationspunkt oberhalb der jüngsten Blattanlagen noch nicht vorhanden; es finden hier noch Theilungen durch perikline Wände statt. Auch sonst findet in den noch nicht in einzelne Gewebearten differenzirten Zellen des Vegetationspunktes keine Sonderung in bestimmte Schichten und Zonen statt, es lässt sich nur im Allgemeinen aussagen, dass aus den centralen Zellkomplexen das früh zerstörte Mark des Stengels, aus den peripherischen die Epidermis und das darunter liegende Gewebe, welchem die Gefässbündel eingebettet sind, hervorgehen.

Anders im Vegetationspunkt der Angiospermen. Nachdem man auch hier vielfach nach Scheitelzellen gesucht hatte, und zwar mit Ausnahme von vereinzelten widersprechenden Angaben, ohne Erfolg, wies HANSTEIN,[1] in Uebereinstimmung mit den Angaben einiger früherer Autoren (namentlich SANIO) darauf hin, dass die Annahme einer Scheitelzelle am Vegetationspunkt der Angiospermen durch die ganze Configuration der Zellenanordnung ausgeschlossen sei. Wie die Figur 11 (von *Hippuris*) zeigt, verlaufen die Periklinen hier sehr regelmässig, sie erscheinen deutlich als Curven, der Vegetationspunkt erscheint geschichtet, auch die Antiklinen treten deutlich hervor, nur sind dieselben nicht so zu dem Auge auf den ersten Blick auffallenden Curven angeordnet, wie die Periklinen. Die periklinen Curven endigen aber am Scheitel nicht in eine Scheitelzelle, sondern in eine Zellgruppe. Als Unterschied von der Zellenanordnung bei Vegetationspunkten mit Scheitelzelle tritt vor Allem hervor, dass der ganze Vegetationspunkt, auch an seinem Scheitel überzogen ist von einer Zellschicht, deren Zellen sich nur durch Antiklinen, dagegen (einige Ausnahmefälle abgerechnet) nie durch Periklinen theilen. Verfolgt man diese Zellenschicht weiter nach unten, in die älteren

---

[1] HANSTEIN, Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Bonn. 1868.

Sprosstheile, so findet man, dass sie übergeht in die Epidermis. Diese, aus lauter einander ähnlichen, in lebhafter Theilung begriffenen Zellen bestehende, den Vegetationspunkt überziehende Zellschicht hat **Hanstein**, weil aus ihr die Epidermis hervorgeht als »Dermatogen« bezeichnet, sie stellt also nichts anderes vor, als die junge Epidermis, die aber hier den Scheitel überzieht, im Gegensatz zu den Vegetationspunkten der Gefässpflanzen mit Scheitelzelle, bei denen sie erst unterhalb des Scheitels sich differenzirt. Am Gipfel des Dermatogens befindet sich nach **Hanstein** eine Zelle, oder eine Zellgruppe, welche die Vermehrung der Dermatogenzellen einleitet. **Hanstein** bezeichnet sie als Initialgruppe, oder wo eine einzelne Zelle vorhanden ist, als Initiale. Mir scheint das Vorhandensein von solchen Dermatogen-Initialen übrigens keineswegs erwiesen zu sein, es wäre ja ebensogut möglich, dass die sämmtlichen Zellen des Dermatogens gewissermaassen passiv dem Wachsthum der unter ihnen befindlichen Vegetationspunktsubstanz folgen, und in dem Maasse, als sie wachsen sich theilen, wobei natürlich die Theilungsfähigkeit von oben nach unten abnimmt, ohne dass aber eine am Gipfel befindliche Initialgruppe sich von den weiter unten befindlichen Dermatogenzellen unterschiede. Konstruiren lässt sich eine solche Initiale ganz gut, wir dürfen uns nur z. B. den Vegetationspunkt eines *Equisetum*-Sprosses

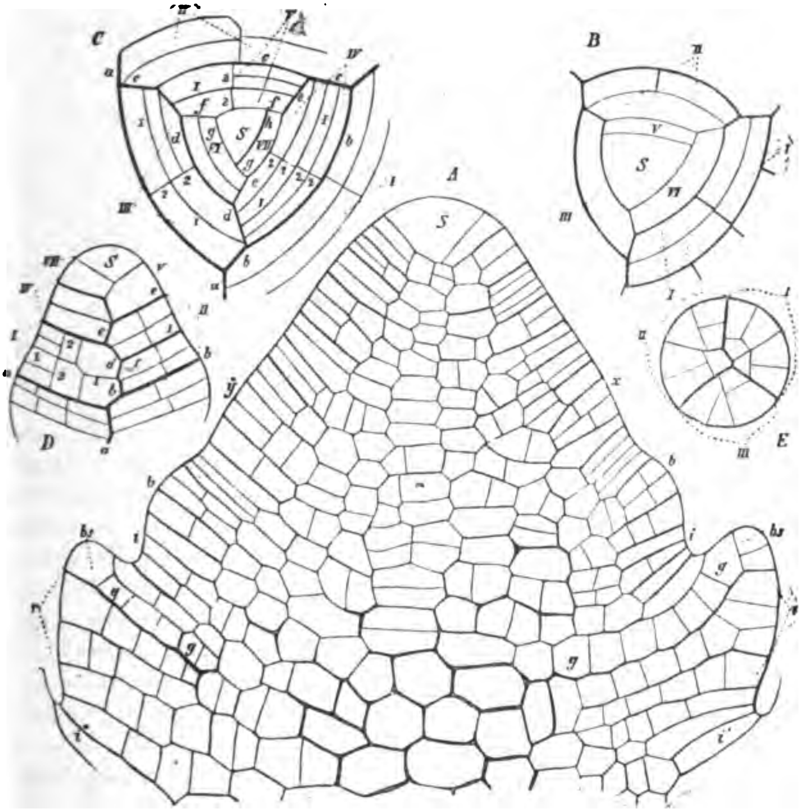
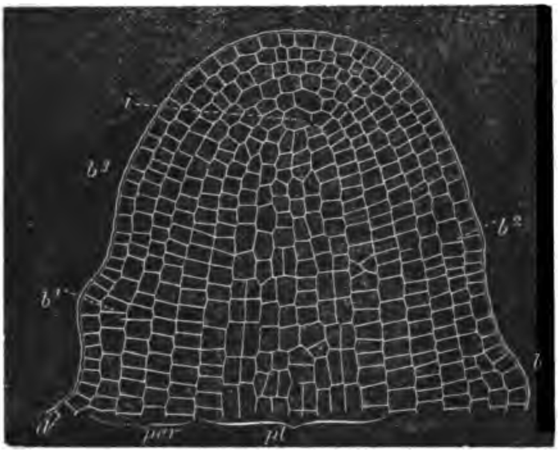


Fig. 10. (B. 331.)

A Längsschnitt des Stammendes einer unterirdischen Knospe von *Equisetum Telmateja* (nach **Sachs**) S Scheitelzelle, y erste Andeutung der Blattbildung, bb ein eben angelegter Blattringwall, rr Anlage des Rindengewebes der Internodien, gg Zellen, aus denen das Blattgewebe und dessen Gefässbündel hervorgeht. B Horizontalprojektion der Scheitelansicht eines Stammes von *Equisetum Telmateja*, S Scheitelzelle, I—V die auf einander folgenden Segmente, die älteren weiter getheilt.

mitsammt der Scheitelzelle überzogen denken von einer Dermatogenschicht, diese endige in einer die Scheitelzelle überdeckenden, flachen dreikantigen Zelle, ähnlich wie sie als Segment in den Wurzelhauben der Equisetenwurzeln vorkommt (vgl. pag. 246 des I. Bds.) und sie werde durch Antiklinen, die jeweils einer ihrer drei Seitenwände parallel sind, getheilt. Dann ist das ganze Dermatogen allerdings auf eine solche Initiale zurückführbar, allein in Wirklichkeit ist eine derartige Zelle mit bestimmt charakterisirtem Theilungsmodus nirgends nachgewiesen, und die bei den Embryonen stattfindenden Bildungsvorgänge des Dermatogens sprechen, wie mir scheint, auch nicht für die Annahme einer Dermatogen-Initiale oder Initialgruppe am Scheitel.



(B. 332.) Fig. 11.

Längsschnitt durch den Vegetationspunkt von *Hippuris vulgaris* (nach WARMING), d Dermatogen, per Periblem, pl Plerom; i Pleromininitiale bei bb^1, b^2, b^3 Blattanlagen.

Wie dem nun auch sei, jedenfalls ist die ganze Epidermis früher am Scheitel der Angiospermen vorhanden, als irgend ein Organ, das am Vegetationspunkt gebildet wird. Das Innere des Vegetationspunktes finden wir erfüllt von einem Theilungsgewebe, aus dessen äusseren Zellschichten späterhin die Gefässbündelanlagen hervorgehen, diese mittlere, mit ihren Erzeugnissen das ganze Sprossinnere erfüllende und aufbauende »Meristemmasse« bezeichnet HANSTEIN als Plerom. Es endet, nahe dem Scheitel in eine Zellgruppe, oder auch nur in einige Zellen, welche die Bedeutung von »Kryptogamenscheitelzellen« haben, und die Hauptmasse des Sprossinnern erzeugen, sie werden von HANSTEIN, da sie ihrer örtlichen Lage wegen nicht die Benennung Scheitelzellen führen können, als »Initialen« bezeichnet. Zwischen Plerom und Dermatogen finden sich nun noch einige (1—7), das Plerom überwölbende mantelförmige Zellschichten, welche nach unten in die parenchymatische Rinde übergehen, das »Periblem,« dessen Meristemlagen durch Antiklinen getheilt werden (hier und da treten auch Periklinen auf), und welche ebenfalls in eine Initialgruppe endigen. Das »Periblem« ist es, in welchem die Seitenorgane, Blätter und Zweige angelegt werden; diese Anlagen derselben sind also von Anfang an von der Epidermis des Vegetationspunktes des Hauptsprosses überzogen, welche bei der Anlage einer Seitensprossung entsprechend mitwächst. Bei *Equisetum* ist dies, wie die Fig. 10 z. B. bei bs zeigt, nicht der Fall, und ebensowenig bei den Vegetationspunkten der Coniferen, bei welchen am Scheitel das Dermatogen ebenfalls nicht vorhanden ist.

Die eben erwähnte Sonderung der Theilungsgewebe im Vegetationspunkt ist aber, wie übrigens schon HANSTEIN hervorgehoben hat, keineswegs eine durchgreifende. Vor Allem sind Periblem und Plerom häufig genug nicht scharf von einander geschieden, z. B. in den Vegetationspunkten von *Digitalis* (nach WARMING), es findet sich hier unterhalb des Dermatogens ein unregelmässig angeordnetes Theilungsgewebe, in welchem Periblem und Plerom nicht zu unterscheiden sind. Auch wo das letztere weiter unten am Vegetationspunkt möglich wird, speciell dann, wenn man von dem Satze ausgeht, dass die äussersten Pleromschichten oder die äusserste Pleromschicht es sind, wo die Anlegung der Gefässbündel stattfindet), wird die Unterscheidung besonderer »Initialen« für beide Theilungsgewebe am Scheitel zweifelhaft oder unmöglich, es erscheinen dann die Periblemlagen, wie auch WARMING hervorhebt, einfach als die äussersten Pleromlagen. Das Wichtigste für uns aber ist die Thatsache, dass beim Auftreten von Blättern und Seitensprossen das »Plerom« der letzteren nicht eine Ausstülpung des Pleroms der Hauptachse ist, sondern sich erst nachträglich in der im Periblem des Vegetationspunktes der Hauptachse angelegten Blatt- oder Sprossanlage differenzirt, und es gilt dies, wie bei Besprechung der Embryoentwicklung gezeigt werden soll, auch für die erste Anlegung der Meristemschichten der Cotyledonen (vergl. z. B. *Capsella bursa pastoris)*. Uebrigens tritt die Sonderung von Dermatogen, Periblem und Plerom in manchen Embryonen schon sehr früh, in anderen dagegen erst relativ spät auf, und oft findet, wie oben erwähnt, eine scharfe Sonderung der beiden letzteren überhaupt nicht statt. Es ist ferner zu bemerken, dass aus dem Dermatogen nicht nur die Epidermis, sondern in manchen Fällen auch andere Gewebearten hervorgehen, so bei den Luftwurzeln der Orchideen eine zusammenhängende Schicht von luftführenden Tracheïden[1]), in den Blättern mancher Cyperaceen Bastfaserstränge, im Blüthenschafte von *Allium ursinum* Collenchym (vergl. HABERLANDT pag. 631 und 632 des II. Bandes dieses Handbuches).

Nach diesen Daten können wir die HANSTEIN'sche Lehre, wonach im Theilungsgewebe des angiospermen Vegetationspunkts von Anfang an drei verschiedene Gewebesysteme mit selbstständigem Wachsthum, deren jedes sich aus besonderen Initialen regenerirt, als eine durchgreifende nicht betrachten. Von Wichtigkeit für die Untersuchung der Organbildung am Vegetationspunkt der Angiospermen ist aber jedenfalls der Nachweis, dass die junge Epidermis vor dem Auftreten der Seitensprossungen am Vegetationspunkt vorhanden ist. Es ist hier nicht der Ort, die Beziehungen der Zellanordnung im Vegetationspunkt zur Vertheilung des Wachsthums in demselben zu erörtern.[2]) Es genüge zu bemerken, dass ein principieller Unterschied zwischen dem Wachsthum eines Vegetationspunktes mit und ohne Scheitelzelle nicht existirt. Eine grössere Anzahl von Fällen ist bekannt, in welchen der Vegetationspunkt Anfangs eine Scheitelzelle besitzt, während dieselbe in späteren Stadien durch eine Zellgruppe ersetzt wird, so z. B. bei manchen Farnblättern. Nach SACHS' Auffassung kommt eine Scheitelzelle dann zu Stande, wenn die Periklinen nicht bis in den Scheitel selbst hinaufreichen, so dass hier eine Lücke im Construktionssysteme der Zellwände entsteht, d. h. eine Zelle den Scheitel einnimmt, von welcher (wenn wir sie als persistirend denken) durch in regelmässiger Reihenfolge und Stellung auftretende Antiklinen Segmente abgeschnitten werden. Durch die weiteren Theilungen dieser Segmente aber wird dann gewöhnlich eine Zellenanordnung hergestellt, welche der von Vegetationspunkten ohne Scheitelzelle entspricht.

§ 7. Symmetrieverhältnisse.[3]) Die Kenntniss der Symmetrieverhältnisse der Pflanzenkörper ist bei der Verfolgung der Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane von grosser Bedeutung. War es doch wesentlich die irrige Verallgemeinerung des bei den Samenpflanzen häufigsten (aber durchaus nicht allgemeinen) Symmetrieverhältnisses, welche zu irrigen Voraussetzungen über den Entwicklungsgang der Sprosse überhaupt (der sogen. »Spiraltheorie«) geführt hat.

---

[1]) Vergl. DE BARY, Vergl. Anatomie pag. 237.

[2]) Es ist hierüber zu verweisen auf SACHS, Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen, Arb. des botan. Instituts Würzburg, II. Bd.

[3]) MOHL, Ueber die Symmetrie der Pflanzen, verm. Schriften pag. 12; SACHS, Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile, Arb. des Bot. Inst. in Würzburg, Bd. II. Derselbe, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, pag. 584 ff., GOEBEL, Ueber die Verzweigung dorsiventraler

Die ganze Pflanze sowohl, als jedes einzelne Organ kann entweder radiäre, symmetrische (»bilaterale«) oder dorsiventrale Ausbildung zeigen, und diese Bezeichnungen können sich beziehen sowohl auf den anatomischen Bau, als auf die Produktion seitlicher Organe. Auch hier fehlt es nicht an Uebergängen zwischen den einzelnen Symmetrieformen.

Unter radiären Organen, Sprossen, Wurzeln etc. verstehen wir solche, an denen keine vordere und hintere, keine rechte und linke Seite zu unterscheiden ist, sondern welche nach allen Richtungen hin im Wesentlichen gleich gebaut sind, resp. solche, welche auf allen Seiten gleichmässig und gleichartige Sprossungen tragen. Beispiele für radiäre Pflanzen bieten uns die Sprosse höherer Pflanzen, d. h. der Samenpflanzen in grosser Ausdehnung. Es ist hier der radiäre Typus vorherrschend, so sehr, dass die Vorstellung: neue Organe am Pflanzenkörper bilden sich in der Reihenfolge, dass eine die auf einander folgenden Sprossungen verbindende Linie den Stamm in einer Schraubenlinie umkreist (eine Lehre, welche den Inhalt der sogen. Spiraltheorie bildet, deren Einfluss auf allgemeinere morphologische Anschauungen hier nicht weiter erörtert werden soll) für allgemein gültig gehalten wurde. Radiär verzweigt sind ausser den Sprossen der Samenpflanzen mit »spiralig« stehenden Blättern auch diejenigen, deren Blätter in zwei oder mehrzähligen Quirlen stehen. Es tritt die radiäre Anordnung dann am Deutlichsten hervor, wenn man ein Diagramm der Stellungsverhältnisse entwirft, d. h. dieselben auf eine zur Längsachse des Sprosses etc. rechtwinklige Ebene projicirt. Man erkennt dann, dass sich ein solches Diagramm durch drei vier oder mehr Schnitte in Hälften theilen lässt, die einander spiegelbildlich ungefähr gleich sind, ohne dass aber in den meisten Fällen eine wirkliche Gleichheit stattfände, bei einem Spross mit »spiralig« gestellten Blättern schon deshalb nicht, weil die Blätter am Spross auf verschiedener Höhe stehen. Radiär ausgebildet sind mit wenigen Ausnahmen die aufrecht wachsenden (nach Sachs orthotropen) Sprosse, die Hauptwurzeln u. a. Auch einige Blätter, wie die Laubblätter von *Juncus*, welche ebenfalls orthotrop sind.

Unter symmetrischen, oder bilateralen Organen dagegen verstehen wir solche, welche eine vordere und hintere, eine rechte und eine linke unter sich jeweils gleiche Seiten haben. Symmetrisch ist also z. B. ein zweizeilig beblätterter Spross: er besitzt, rechtwinklig auf die Insertionsebene der Blätter gesehen eine rechte und eine linke unter sich gleiche, d. h. Blätter producirende Seite, und eine vordere und hintere, ebenfalls unter sich gleiche, nicht blattbildende Seite. Dorsiventral dagegen ist ein Spross, wenn er eine Bauchseite und eine Rückenseite besitzt, welche von einander verschieden sind, resp. verschiedenartige Organe produciren, während die rechte und die linke Seite solcher Sprosse, die Flanken, meist einander gleich sind. Bilaterale und dorsiventrale Organe dürfen also nicht mit einander verwechselt werden, ein zweizeilig beblätterter Spross, oder ein zweizeilig verzweigtes Blatt von *Bryopsis* (einer Alge aus der

---

Sprosse, Arb. des Bot. Inst. in Würzburg. Bd. II. pag. 553 ff., id. Beitr. zur Entwicklungsgesch. einiger Inflorescenzen, Pringsheim's Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XIV.

Abtheilung der Siphoneen) besitzen nicht zwei sich different verhaltende, sondern je zwei gleiche, einander gegenüberliegende Seiten. Allerdings zeigen die bilateralen und dorsiventralen Sprosse in vielen Fällen mit einander eine Verwandtschaft derart, dass wenn man sich die Rückenseite und die Bauchseite eines dorsiventralen Sprosses gleich ausgebildet denkt, ein bilateraler resultirt; allein auch aus radiären Sprossen können dorsiventrale hervorgehen: wir dürfen uns einen Spross mit schraubig gestellten Sprossungen nur halbirt denken, so erhalten wir eine mit Sprossungen (Blättern etc.) besetzte und eine nicht mit Sprossungen versehene Seite, das ganze Gebilde aber ist nicht durch einen Schnitt symmetrisch theilbar. Dass dies keine blosse Construktion ist, zeigen die Inflorescenzen mancher Papilionaceen, z. B. die von *Vicia Cracca,* welche eine blüthentragende Seite, auf welcher die Blüthen in Schrägzeilen (Parastichen) und eine blüthenleere Seite besitzen. Es ist ferner zu bemerken, dass aus lauter dorsiventralen Sprossen ein in seiner Gesammtheit radiäres Verzweigungssystem zusammengesetzt sein kann. So sind die Sprosse der Ulme sämmtlich, wenn auch nur schwach dorsiventral, wie das aus der Insertion der Blätter hervorgeht, die zweizeilig, aber nicht auf den Flanken der Sprosse, sondern der Oberseite derselben genähert stehen. Ein Ulmenstamm ist ein Sympodium, zusammengesetzt aus lauter solchen dorsiventralen oder wenn man will, bilateralen Sprossen, die aber da die Verzweigungsebenen der successiven Sprosse nicht zusammenfallen in ihrer Gesammtheit doch ein radiäres System darstellen. Dasselbe ist der Fall bei manchen Inflorescenzen, z. B. den walzenförmigen Blüthenständen von *Alopecurus* und *Phleum,* die man sich aus »spiraliger« Verzweigung hervorgegangen dachte. In Wirklichkeit aber sind sie gebildet von lauter dorsiventral-zweizeilig verzweigten Sprosssystemen, deren Verzweigungsebenen sich aber mit einander kreuzen, und so in ihrer Gesammtheit eine radiäre Inflorescenz hervorbringen, deren eigenthümlicher Habitus dadurch zu Stande kommt, dass sämmtliche Internodien kurz bleiben.[1])

Fassen wir nun speciell die dorsiventral verzweigten Sprosse ins Auge, so kann sich die Verschiedenheit von Rückenseite und Bauchseite der Sprosse entweder darin äussern, dass sie verschiedenartige Sprossungen produciren z. B. die Bauchseite Wurzeln, die Rückenseite Blätter, oder aber darin, dass überhaupt nur eine von beiden mit Sprossungen ausgestattet ist. Als Rückenseite bezeichnen wir dabei bei kriechenden, kletternden und schwimmenden Sprossen die Oberseite, die Unterseite als Bauchseite, während bei Inflorescenzen etc. die der Hauptachse zugewendete Seite den letzteren Namen führen mag.

Dorsiventrale Sprosse finden sich nun in merkwürdiger Uebereinstimmung der Organisation bei den einfachsten wie den höchst organisirten Formen. Einige Beispiele mögen genügen. Der kriechende Stamm der Siphonee *Caulerpa* bildet auf seiner Unterseite Wurzeln, auf seinen Flanken Zweige, auf seiner Rückenseite Blätter. Aehnlich verhält sich die Floridee *Herposiphonia,* bei welcher auf der Rückenseite zwei Reihen Blätter, auf den Flanken Seitensprosse, auf der Bauchseite Wurzeln stehen, Stellungsverhältnisse die wie ich a. a. O. gezeigt habe, genau übereinstimmen mit denjenigen, welche sich bei den Farnen *Marsilia* und *Pilularia* (auch einigen Hymenophylleen) finden. Es giebt unter den Farnkräutern nach PRANTL und KLEIN sogar Formen, welche nur eine einzige Blattzeile auf der Rückenseite ihres kriechenden Stammes haben, so *Lygodium palmatum*, *Polypodium Heracleum* und *quercifolium*. Es geht schon aus dem Gesagten hervor, dass bei den genannten Pflanzen die Beziehungen von Blättern und Sprossen nicht die sind, dass die Sprosse in den Achseln der Blätter stehen, sondern »die Beziehungen von Blatt und Spross sind gewöhnlich der Gesammtsymmetrie des Sprosssystemes untergeordnet.« Bei *Lemna* und *Utricularia* spricht sich dies darin aus, dass die Seitensprosse auf der Rückenseite der Hauptachse, die Blätter bei *Utricularia (Lemna* ist blattlos) auf den Flanken stehen, und zwar bei *Utricularia* ohne bestimmte Beziehung zu den Blättern, nur selten trifft man solche, welche Sprosse in ihren Achseln haben. Wie verschieden übrigens die Stellungsverhältnisse sein können, geht daraus hervor, dass die dorsiventralen Sprosse der thallosen Jungermannieen die Geschlechtsorgane auf ihrer Rücken-, die Farnprothallien dagegen auf ihrer Bauchseite tragen, bei beiden aber ist es ausschliesslich die letztere Seite, welche die aus einfachen Zellen bestehenden Wurzeln producirt.

---

[1]) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Inflorescenzen, PRINGSH. Jahrb. für wiss. Bot., XIV. Bd., pag. 6, Fig. 1. Taf I.

In all den bisher genannten Fällen steht die Dorsiventralität in Beziehung zu dem Substrate, welchem die Bauchseite der betreffenden Sprosse zugekehrt ist. Bei manchen Inflorescenzen dagegen steht dieselbe in Beziehung zu dem Mutterorgan, es sind diese Inflorescenzen fast ausschliesslich Seitensprosse, bei manchen Gräsern aber z. B. bei *Nardus* ist auch die Hauptachse selbst dorsiventral verzweigt; Andeutungen von einer Differenz von Rücken- und Bauchseite findet man auch bei den vegetativen Sprossen der Gräser, deren zweizeilig gestellte Blattanlagen einander auf der einen Seite mehr genähert sind, als auf der andern. Auch hier mag es genügen auf einige Beispiele hinzuweisen, und zu betonen, dass derartige Fälle früher unter dem Einflusse der Spiraltheorie durch Annahme von Verwachsungen, Verschiebungen etc. unhaltbaren Deutungen unterzogen wurden. Es wurde z. B. als ein Unterscheidungsmerkmal von Stamm- und Blattorganen aufgestellt, dass letztere zwei sich different ausbildende Seiten besitzen. Jene Annahmen von Verschiebungen etc. aber widerlegen sich dadurch, dass die Dorsiventralität der betreffenden Sprosse schon am Vegetationspunkt derselben, noch vor Auftreten von Seitensprossungen ausgeprägt zu sein pflegt.

Merkwürdige dorsiventrale Inflorescenzen bieten namentlich die Urticaceen: bei *Urtica dioïca* entstehen zwei Reihen von Inflorescenzzweigen auf der Rückenseite der Inflorescenzhauptachse, es kommt dadurch ein verzweigtes Inflorescenzachsengerüst zu Stande, das auf seiner Rückenseite Blüthenknäuel trägt, während die Blüthen von *Dorstenia* auf einer dichotom verzweigten kuchenförmigen gestielten Platte stehen. — In besonderer Ausdehnung finden sich dorsiventrale Inflorescenzen auch bei den Papilionaceen, bei welchen sie vielfach irrthümlicherweise mit den, hier ebenfalls vorkommenden einseitswendigen (in Wirklichkeit aber radiär ausgebildeten) verwechselt werden. Namentlich deutlich ist das Verhältniss bei *Vicia*, *Lathyrus*, *Orobus* zu sehen, wo die Blüthen auf der Bauchseite der Inflorescenzachse sich entwickeln, während dies Verhältniss in andern Fällen (z. B. *Anthyllis*, *Lotus*, *Hippocrepis* u. a.) mehr verdeckt ist. — Dorsiventrale Inflorescenzen sind auch die der entwicklungsgeschichtlich untersuchten Boragineen, die Blüthen stehen auf dem Rücken, die Blätter auf den Flanken, und ähnlich ist es bei manchen Solaneen, wie z. B. bei *Hyoscyamus*.¹)

---

¹) Es sind die letztgenannten Inflorescenzen bekanntlich solche, welche gewönlich für Wickel, also cymöse, sympodiale Blüthenstände erklärt werden. Die Entwicklungsgeschichte steht dem aber, wie ich a. a. O. nachgewiesen habe, entgegen. Zugegeben, dass diese Inflorescenzen

Besonderes Interesse beanspruchen für uns nun noch die Fälle, wo im Verlaufe der Entwicklung die Symmetrieverhältnisse sich ändern, radiäre Sprosse also zu bilateralen oder dorsiventralen, bilaterale zu radiären oder dorsiventralen, dorsiventrale zu bilateralen oder radiären werden.

Der Fall, dass radiäre Sprosse zu bilateralen werden ist bei den Seitenzweigen unserer Holzpflanzen ein sehr verbreiteter, er wird zu Stande gebracht durch Drehungen, speciell der Blätter. Die Seitenzweige von *Deutzia scabra* u. a. bringen ihre in gekreuzten Paaren stehenden Blätter durch Internodiendrehung in zweizeilige Stellung und ebenso ist es bei Sprossen, welche spiralig stehende Blätter besitzen, z. B. *Spiraea*-Arten,[1]) ferner *Vaccinium Myrtillus*, wo die Blätter bei den im Boden kriechenden Sprossen nach $\frac{2}{5}$ oder $\frac{3}{8}$ stehen, wenn die Sprosse aber ans Licht treten sich nach $\frac{1}{2}$ ordnen (auch hier wohl durch Internodiendrehung). Es ist hier nicht näher zu erörtern, in welcher Beziehung zum Lichte diese Veränderungen stehen, bei den genannten Holzpflanzen treten die Torsionen durch welche die Medianebenen der Blätter in eine Ebene gestellt werden nach Frank auch bei Lichtabschluss ein. Aber in andern Fällen werden sie auch direkt durch die Stellung des Sprosses zu den einfallenden Lichtstrahlen hervorgerufen. So bei *Urtica dioïca*.[2]) Steht dieselbe dicht an einer Mauer, empfängt sie also nur von einer Seite Licht, so stellt sie durch Torsion der Internodien die Medianebenen ihrer in gekreuzten Paaren stehenden Blättern parallel der Mauerfläche, und junge Hauptsprosse von *Lonicera Xylosteum*, welche in dichtem Walde, also bei schwacher, von oben einfallender Beleuchtung wachsen, verhalten sich wie Seitensprosse von Exemplaren dieser Pflanze, d. h. sie wachsen schief aufsteigend und bringen durch Torsion ihrer Internodien die Flächen ihrer Blätter in eine Ebene.

Interessant sind besonders noch die Symmetrieverhältnisse einiger Moose, namentlich die von *Schistostega osmundacea*. Dieses kleine Laubmoos besitzt zweierlei Sprosse, welche verschiedene Ausbildung zeigen. Die sterilen, in ihrem äusseren Umriss einem Farnblatt gleichend, haben zweizeilige Blattstellung, sie sind also bilateral-symmetrisch, die Blätter der fertilen Sprosse dagegen sind spiralig gestellt, die Sprosse also radiär. Wie Leitgeb gezeigt hat, kommt auch bei den sterilen Sprossen die zweizeilige Blattstellung durch Verschiebung (Internodiendrehung) aus ursprünglich spiraliger zu Stande. Bei *Fissidens* dagegen ist die Blattstellung am Stämmchen schon am Scheitel selbst eine zweizeilige, allein die im Boden verborgenen Sprosse wachsen nach Hofmeister mit dreiseitiger Scheitelzelle (und besitzen dem entsprechend radiär gestellte Blattanlagen), auch die am Stamme entspringenden Aeste stimmen in dieser Beziehung mit den unterirdischen Sprossen überein, erst allmählich geht dann die Scheitelzelle in die Form einer

---

phylogenetisch aus Wickeln hervorgegangen sind, allein zunächst fragt es sich: was sind sie jetzt. Dass sie dorsiventral sind, wird sogar von den Vertheidigern der Wickeltheorie nicht mehr geleugnet, und zugegeben, dass die Stellungsverhältnisse früher unrichtig aufgefasst wurden. Es fragt sich also nur noch: sind sie Monopodien oder Sympodien? Darüber muss und kann allein die Entwicklungsgeschichte erklären, so gut wie überall, auch z. B. bei einer Ulme oder Linde, nur dass man nicht überall das Mikroskop dazu nöthig hat. Wer also an der Sympodienbildung festhalten will, weise diese nach — ich meinerseits würde mich freuen, dann eines Besseren belehrt zu werden.

[1]) Vergl. Frank, über die natürliche wagrechte Richtung von Pflanzentheilen, Leipzig 1870, und Hofmeister, Allg. Morphol., pag. 629.

[2]) Goebel, Botan. Zeit. 1880, pag. 843.

zweischneidigen über, und die zweizeilige Stellung der Blätter tritt etwa vom fünften an hervor — nur die Aeste von *Fissidens bryoïdes* haben von Anfang an eine zweischneidige Scheitelzelle und zweizeilig gestellte Blätter. Bei *Fissidens* wird also in den Sprossen der einmal inducirte Uebergang von der radiären Blattstellung in die zweizeilige (bilaterale) ein inhärenter, es verändert sich die Symmetrie des Vegetationspunktes selbst, bei *Schistostega* dagegen bleibt der Vegetationspunkt radiär — der Uebergang in die bilaterale Symmetrie vollzieht sich erst in den unterhalb des Vegetationspunkts gelegenen Partieen — eine Differenz, die sich auch sonst noch findet. Es ist übrigens klar, dass der Uebergang aus der radiären in die bilaterale Blattstellung bei den genannten Moosen in bestimmter Beziehung zum Lichte steht, die aber experimentell noch genauer zu präcisiren ist, sie gehören zu den von Sachs als plagiotrop bezeichneten Sprossen. Andere, dem Substrate angeschmiegt wachsende Moose behalten zwar die radiäre Blattstellung bei, verzweigen sich aber nur in einer Ebene, also bilateral, so *Neckera, Hypnum-* und *Thuidium*-Arten.

Uebergang von radiären in dorsiventrale Symmetrie findet ebenfalls nicht selten statt. So bei den Rhizomen von *Nuphar* und *Nymphaea*, welche im Schlamme horizontal oder schief aufsteigend wachsen. Die Blätter sind hier spiralig gestellt, die Endknospe aufrecht. Wurzeln entspringen nur aus der Unterseite des Rhizoms, und zwar aus den Blattbasen, die Blüthen aber stehen normal nur auf der Oberseite, selten auch auf der Unterseite. Die Differenz von Rücken- und Bauchseite zeigt sich bei *Nuphar* auch darin, dass auf der Unterseite die Blattnarben weit auseinandergerückt erscheinen, so dass dieselben von Blattnarben fast entblösst ist; bei einem mir vorliegenden dicken Rhizome von *Nymphaea alba* dagegen finde ich in dieser Beziehung Bauch- und Rückenseite kaum verschieden.

Auch die Seitenzweige der Coniferen sind der Anlage nach radiär, werden aber im Verlauf der Ausbildung bei manchen Formen, namentlich *Abies-* und *Thuja*-Arten dorsiventral. Es zeigt sich dies sowohl in der Stellung, als in der Ausbildung der Nadeln. Die erstere ist bei *Abies pectinata* eine verschiedene, je nach den Beleuchtungsverhältnissen. Bei den unteren Zweigen im Schluss stehender Bäume, oder bei jüngeren Exemplaren, die im Schatten älterer wachsen, sind die sämmtlichen Nadeln »gescheitelt«, d. h. sie sind durch Drehung an der Blattbasis so gestellt. dass sie ihre grüne (Ober-) Seite nach oben, dem Lichteinfalle zu, ihre weisse Unterseite nach unten kehren. Ein solcher Spross verhält sich dann wie ein *Marchantia*-Thallus: er besitzt eine von der Unterseite verschieden gebaute Oberseite. Dies zeigt sich auch in den Grössenverhältnissen der Blätter, die auf der Oberseite stehenden Blätter sind bedeutend kürzer, als die auf der Unterseite stehenden. Einige Messungen der Blattlänge mögen dies zeigen.

1. Blatt auf der Zweigunterseite, das seine Oberseite ohne Drehung der Blattbasis nach oben kehrt: 16 Millim.
2. Darauf folgendes Blatt auf der Flanke der Rückenseite genähert: 10,5 Millim.
3. Nächstes ganz auf der Oberseite inserirtes: 8 Millim.
4. Nächstes ganz auf der Unterseite inserirtes: 18 Millim.

Die Differenz beträgt also zuweilen mehr als das Doppelte, die kleinsten Blätter sind die am weitesten auf der Oberseite stehenden, die grössten die auf der Schattenseite stehenden, die aber in Wirklichkeit am Spross seitliche Stellung einnehmen. Die Blätter am aufrecht wachsenden Hauptspross dagegen sind alle gleich gross, mit ihnen verglichen haben die auf der Lichtseite stehenden Blätter an den Zweigen eine Hemmung in ihrer Ausbildung erlitten. Was hier erst im Verlaufe der Entwicklung zu Stande kommt, ist bei Selaginellasprossen von Anfang an vorhanden: wir finden an den vierzeilig beblätterten Sprossen zwei Reihen von grösseren »Unterblättern« und zwei auf der Lichtseite stehende Reihen kleinerer Oberblätter, nur trifft die Dorsiventralität hier das ganze plagiotrope Sprosssystem mit Ausnahme der sporangientragenden Sprosse, welche aufrecht wachsen, und deren vier Blattreihen aus Blättern gleicher Grösse gebildet werden, es sind diese fertilen Sprosse die Enden gewöhnlicher, vegetativer Sprosse, und man kann an ihnen z. B. bei *S. helvetica* den Uebergang von Anisophyllie in Isophyllie verfolgen. Auch bei Phanerogamen kommt solche habituelle Anisophyllie1) vor, auf welche hier nur hingewiesen sein mag, so bei *Goldfussia anisophylla*, *Centradenia rosea* und andern. Kehren wir zu *Abies pectinata* zurück, so ist noch zu bemerken, dass bei freistehenden, kräftiger Beleuchtung ausgetzten Zweigen die Nadeln nicht gescheitelt, ihre Fläche also nicht rechtwinklig zur Richtung der einfallenden Lichtstrahlen gestellt sind, sondern die Nadeln sind alle miteinander mehr oder minder steil gegen die Rückseite des Sprosses hin aufgerichtet, und die rückenständigen Nadeln zeigen dabei auch nicht selten auf ihrer Oberseite Wachsstreifen, welche aber nicht so stark entwickelt sind wie die auf der Unterseite. Die Anisophyllie tritt auch hier hervor, aber doch nicht so auffallend wie in dem obengenannten Falle, sie ist ohne Messung kaum wahrnehmbar. Einige Beispiele beliebig herausgegriffener rückenständiger (a) und bauchständiger (b) Nadeln mögen dies zeigen.

a	b
19 Millim.	22 Millim.
16 Millim.	21 Millim.

Zuweilen sind die Differenzen grösser, zuweilen auch kleiner. Die Beziehungen der Dorsiventralität zur Beleuchtung sind auch hier einleuchtend; das Kleinbleiben der rückenständigen Nadeln ist für den Spross vielleicht insofern vortheilhaft, als dadurch eine Verdeckung der seitenständigen Nadeln vermieden wird.2) In ähnlicher Weise findet sich mit Anisophyllie verbunden, aus radiärer Anordnung hervorgegangene Anisophyllie auch bei anderen *Abies*-Arten, z. B. *Abies canadensis*, und in dem Wesen nach ganz übereinstimmender Weise auch bei *Thuja*-Arten.3) An den Keimpflanzen derselben stehen die Blätter des Hauptstammes in viergliedrigen, alternirenden Quirlen, weiter aufwärts dagegen in dreigliedrigen Quirlen, und zwar stehen die ersten Blätter vom Stamme ab, wie die Nadeln anderer Coniferen z. B. die von *Juniperus* dies bei der herangewachsenen Pflanze thun. Die Seitensprosse

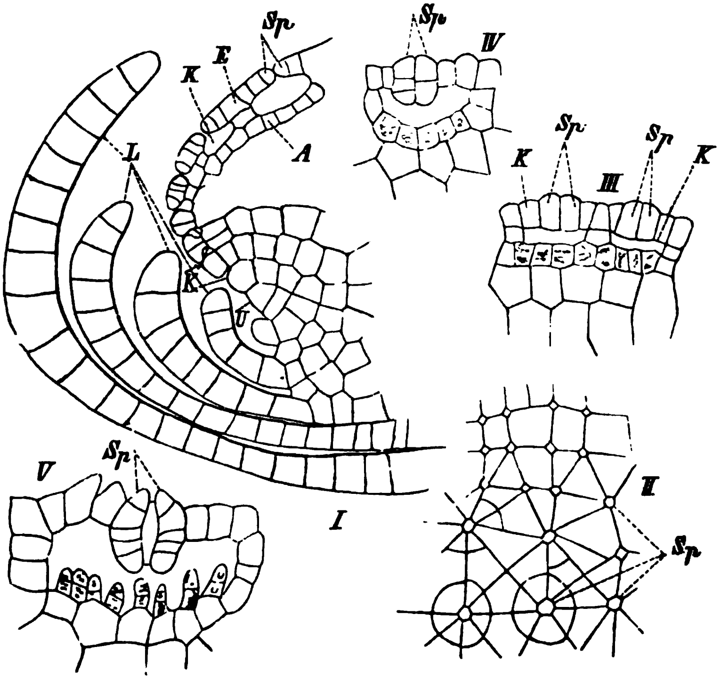
---

1) Vergl. darüber Kny, Bot. Zeit. 1873 pag. 435; Wiesner, Sitzungsb. d. K. Akad. d. Wissenschaften in Wien. 1868; Goebel, Ueber einige Fälle von habitueller Anisophyllie. Bot. Zeit. 1880, pag. 839.

2) Die Dorsiventralität der Seitentriebe wird nach Frank im Momente des Austreibens durch die Lage zur Schwerkraft (und wie wir hinzufügen können, zum Mutterspross) inducirt, wenn die Aeste vor dem Oeffnen der Knospen so fixirt werden, dass letztere umgekehrt sind, so wird die nun oben liegende Unterseite des neuen Sprosses zur morphologischen Oberseite, und zwar auch bei Ausschluss des Lichtes. — Dass es nicht, wie Frank sagt, allein die Schwerkraft ist, welche die Dorsiventralität inducirt, geht schon daraus hervor, dass, wenn man den Gipfel des Hauptstammes entfernt, der nächststehende Seitentrieb sich aufrichtet und seine austreibende Knospe dann radiär ausbildet.

3) Vergl. Sachs, Lehrbuch. IV. Aufl., pag. 213.

aber zeigen eine andere Anordnung, sie besitzen zweigliedrige alternirende Blattquirle, und zwar sind die Blätter bei den Seitensprossen der herangewachsenen Pflanze dem Zweige dicht angedrückt, und meist so gestellt, das die Ausbreitungsebene horizontal steht. Nur in den Achseln der seitenständigen Blätter dieser Sprosse treten Seitenzweige auf, es bilden sich also die ursprünglich radiär angelegten Sprosse bilateral aus, so dass sie bei oberflächlicher Betrachtung gefiederten Blättern nicht unähnlich erscheinen. In Wirklichkeit aber stimmen sie mit den Blättern auch darin überein, dass ihre Oberseite von der Unterseite different ausgebildet ist, die Sprosssysteme also dorsiventral sind. Wie bei den Blättern finden sich nämlich an den genannten Zweigsystemen von *Thuja occidentalis* Spaltöffnungen auf der Unterseite, chlorophyllreicheres Blattgewebe auf der Oberseite, die sich auch durch ihre stärkere, glänzende Cuticula von der mit dünnerer, matter Cuticula versehenen Unterseite unterscheidet. Hier ist es, wie FRANK gezeigt hat, das Licht, welches aus den, aus radiären zu bilateralen gewordenen Organen die Dorsiventralität inducirt: sobald man solche Zweige in umgewendete Lage bringt, oder die Oberseite mit undurchsichtigem Stoff bedeckt, kehrt sich an den neu gebildeten Sprosstheilen die Dorsiventralität um.



(B. 333.) Fig. 12.

I Längsschnitt durch einen Vegetationspunkt von *Fegatella conica*, L Lamellen der Unterseite, K Luftkammern, Sp Spaltöffnungen, V Scheitel, II junges Thallusstück von oben gesehen. III—V *Marchantia polymorpha*, Anlage der Luftkammern und Spaltöffnungen an einem jungen »Hute.« II nach LEITGEB, die andern nach der Natur.

Wir haben dem Gesagten zu Folge bei *Thuja* zugleich einen Fall vor uns, in welchem die bilaterale Symmetrie in die dorsiventrale übergeht. Derartige Fälle finden sich nicht selten. Die jungen Brutknospen von *Marchantia polymorpha* und *Lunularia* z. B. sind bilateral, gelangen sie aber zur Weiterentwicklung, so werden sie dorsiventral, und zwar ist es die Lage zum Licht, welche bestimmt, welche Seite zu der, eigenartig gebauten Ober- und welche zur Unterseite wird, die Differenz beider Seiten geht aus einem Blicke auf Fig. 12 hervor: die Oberseite besitzt Spaltöffnungen und Luftkammern (Fig. 12 K) die Unterseite trägt schuppige Lamellen, welche den Vegetationspunkt bedecken (L, Fig. 12 I) und Wurzelschläuche. Die dem Lichte zugekehrte Seite der austreibenden Brutknospe (und ebenso der Keimpflanze) ist es, die zur Spaltöffnungs-Seite wird, auch wenn man auf Wasser schwimmend Brutknospen von unten beleuchtet.[1] Die einmal inducirte Dorsiventralität scheint aber hier im Vegetationspunkt inhärent, also durch äussere Einflüsse nicht mehr umkehrbar zu sein. Anders ist es bei den Farnprothallien, deren Dorsiventralität sich darin äussert, dass Geschlechtsorgane und Wurzelschläuche auf der Unterseite, resp. auf der dem Lichte abgewendeten Seite entspringen, denn auch hier wird die Dorsiventralität bestimmt durch das Licht, ist aber auch an älteren Farnprothallien noch umkehrbar.

Auf andere Weise kommt bei manchen ursprünglich bilateral verzweigten Pflanzen eine dorsiventale Anordnung der Seitenorgane zu Stande. So werden bei manchen zweizeilig beblätterten *Monstera*-Arten die Blätter so verschoben, dass sie oft scheinbar nur eine Zeile auf der Rückseite des Stammes bilden, eine Verschiebung, bei welcher Torsionen der Stamminternodien hauptsächlich mitwirken. Aehnlich ist es bei den kriechenden Stämmen von *Acorus* und *Butomus*. Der von *Butomus umbellatus* z. B. hat eine aufrechte Endknospe, in welcher die Blätter zweizeilig stehen. Am niederliegenden Theile des Rhizoms aber stehen die Blätter auf der Rückenseite in zwei einander sehr genäherten Reihen, ähnlich wie z. B. bei *Herposiphonia* und *Pilularia*, die Bauchseite dagegen erscheint von Blattinsertionen ganz entblösst, sie trägt nur Wurzeln. Die Blätter haben hier also eine Verschiebung erfahren, welche die Seitenknospen nicht mitbetrifft, sie sind ursprünglich vor der Blattmitte inserirt, später stehen sie am unteren Rand des Blattes.

Dass bilaterale Sprosse auch in radiäre übergehen, ist bei der nahen Verwandtschaft, welche zwischen beiden Symmetrieverhältnissen besteht von vornherein zu erwarten. Es tritt dieser Vorgang ein, wenn ein Spross mit zweizeiliger Blattstellung in einen mit schraubiger Blattstellung übergeht, so z. B. bei Aloearten (Sachs, Lehrb., IV. Aufl. pag. 197).

Auch dorsiventrale Sprosse können in radiäre übergehen. So gehen die blattartig ausgebildeten, mit rudimentären Blättern besetzten Sprosse (Cladodien) von *Phyllocladus trichomanoïdes* bei kräftiger Ausbildung nicht selten an ihrer Spitze in mit radiär angeordneten Blättern besetzte Sprosse über,[2] die schwach dorsiventral oder bilateral ausgebildeten Laubsprosse mancher Gräser *(Setaria Zea* ♀ etc.) bilden ihre Enden ebenfalls zu radiären Inflorescenzen aus.

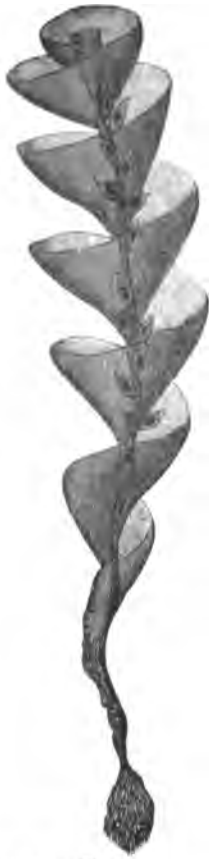
In anderer Weise[3] vollzieht sich der Uebergang eines dorsiventralen Sprosses in einen radiären bei manchen thallosen Lebermoosen und Flechten. Denkt man sich einen dorsiventralen Thallus eines Lebermooses z. B. einer *Marchantia* der Längsachse parallel zusammengerollt, so entsteht dadurch eine hohle, radiär gebaute Röhre, eine Construktion wie sie in ähnlicher Weise in der That bei den Stielen der Fruchtträger von *Marchantia polymorpha* sich findet, welche dann auch, nicht wie die dorsiventralen meist dem Substrat angeschmiegten vegetativen Sprosse plagiotrop, sondern orthotrop sind. Dasselbe Resultat muss man offenbar erhalten, wenn man einen *Marchantia*- oder *Metzgeria*-Thallus sich am einen Ende befestigt, am andern so gedreht denkt, dass der Thallus eine wendeltreppenartige Gestalt erhält: *mutatis mutandis* finden wir eine solche merkwürdige Bildung denn in der That auch bei dem Lebermoose *Riella helicophylla* Fig. 13. Um eine Achse windet sich ein Flügel, der mit derselben eine Art von Wendeltreppe bildet. Die Pflanze wächst aufrecht, und ist an ihrem Grunde bewurzelt, der vorhin mit *Marchantia* gezogene Vergleich hinkt allerdings insofern sehr bedeutend, als die Achse nicht der Mittelrippe eines *Marchantia*-Thallus (dessen andere Hälfte fehlen würde) entspricht, sondern der Flügel ist eine Wucherung des Stämmchens (vergl. pag. 324 des II. Bdes. dieses Handb.).

---

[1] Vergl. Zimmermann, Arb. d. bot. Inst. in Würzburg II, pag. 665.

[2] Askenasy, Botan.-morphol. Studien, 1872, pag. 17; Geyler, Einige Bemerkungen über Phyllocladus, Abhandl. der Senckenberg'schen Gesellsch. zu Frankfurt a. M., XII. Bd., pag. 209.

[3] Vergl. Sachs a. a. O. (Arbeiten, II. Bd., pag. 247.)



(B. 384.) Fig. 13.

Riella helicophylla Habitusbild (aus Exploration scientifique de l'Algérie).

Es mögen die wenigen hier angeführten Beispiele für die Symmetrieverhältnisse der Pflanzenorgane genügen, zahlreiche andere liessen sich ihnen anreihen, allein die genannten werden hinreichen um zu zeigen, dass auch für die Entwicklungsgeschichte die Frage nach dem Zustandekommen der Symmetrieverhältnisse von grosser Bedeutung ist.

Nicht geringer ist diejenige, welche das gegenseitige Abhängigkeitsverhältniss der Organe unter einander, die »Correlation« derselben auf ihre Ausbildung hat. Wir stehen aber kaum am Anfang der Erkenntniss solcher Beziehungen, die wenigen Fälle, in welchen wir sie näher kennen, sollen im Verlaufe der Darstellung berührt werden, soweit sie zur Organbildung in Beziehung stehen.

§ 8. Formverhältnisse der Vegetationskörper. — Die einfachste Form des Vegetationskörpers ist, wenn wir uns hier zunächst ausschliesslich an die mit Chlorophyll versehenen Pflanzen halten, die einer einzigen Zelle, wie wir sie bei vielen »einzelligen« Algen antreffen. Von dieser Grundform aus wird eine höhere Gliederung des Vegetationskörpers in verschiedenen Richtungen hin auf verschiedene Weise erreicht. Bei den grünen Algen,[1] den Chlorophyceen können wir in Bezug auf die Gliederung des Vegetationskörpers die Reihe der Fadenalgen, der Protococcaceen, Volvocineen und Siphoneen unterscheiden.

Der einfachste Fortschritt von der einzelligen Form des Vegetationskörpers ist der, dass die durch Theilung entstandenen Zellen sich nicht isoliren, sondern mit einander im Zusammenhang bleiben. Dies geschieht z. B. bei den Conjugaten. Neben einzelligen Formen finden wir hier sowohl bei Desmidieen als Zygnemeen solche, bei denen die einzelnen Zellen zu Fäden aneinander gereiht sind. Jede Zelle ist aber der anderen gleichwerthig, es ist keine Differenzirung der einzelnen Zellen eingetreten, und diese können sich auch ohne irgendwie zu leiden von einander trennen. Desto interessanter ist die Thatsache, dass die Zellen der Spirogyrafäden z. B. unter bestimmten Umständen die Fähigkeit haben Haftorgane zu bilden.[2] Es geschieht dies, wenn man Spirogyren auf feuchtem Substrate kultivirt, ein Fall, der insofern von grossem Interesse ist, als er uns ein Beispiel für die Entstehung eines Organs direkt in Folge eines äusseren Reizes giebt, wofür als weiteres Beispiel die Haustorien von Cuscuta sich anführen lassen, die ebenfalls nur an den Stellen entstehen, wo der Parasit mit seiner Wirthpflanze in Berührung tritt. Derartige Haftorgane treten bei den Confervaceen (im engern Sinne) in grosser Verbreitung auf, da dieselben meist nicht frei flottiren wie die Conjugaten, sondern an Steinen etc. festsitzen. So z. B. bei *Ulothrix,* einer in Brunnentrögen, Bächen etc., sehr gemeinen Form. Der Basaltheil jedes Fadens ist hier als Haftorgan entwickelt, die hier gelegenen Zellen sind chlorophylllos und wie es scheint für Berührung reizbar, da sie sich dem Substrate dicht anschmiegen. Schon bei der Keimung der Sporen tritt die Scheidung in Basaltheil (Wurzeltheil) und Sprosstheil auf. Am höchsten gegliedert in der ganzen Confervaceenreihe aber sind die Charen. Sie besitzen einen aufrecht wachsenden in Knoten und Internodien gegliederten Spross, der an den Knoten wirtelig gestellte Sprossungen begrenzten Wachsthums, Blätter trägt, die sich von denen höherer Gewächse im Grunde nur durch äussere Formverhältnisse unterscheiden. Aus den unteren Knoten der Sprosse aber entspringen die Wurzeln, welche den Spross im Substrate befestigen, sie bestehen aus langen hyalinen, schief abwärts wachsenden, durch Querwände gegliederten Schläuchen. Auch hier findet gleich bei der Keimung die Sonderung von Wurzeltheil und Sprosstheil statt, im Scheiteltheil der keimenden Oospore[1]) wird nämlich eine kleine linsenförmige Zelle abgegrenzt, die sich durch eine Längswand in zwei Zellen theilt, von denen die eine zur Hauptwurzel, die andere zum primären Spross auswächst. Später entstehen dann, wie erwähnt aus den basalen Knoten der Sprosse neue Wurzeln, ganz ebenso wie man dies z. B. bei einer Maispflanze und andern Gräsern beobachten kann, welche sich aus den basalen Stengelknoten neu bewurzeln.

---

[1] Vergl. auch Falkenberg's Darstellung der Algen im II. Bd. dieses Handbuchs.

[2] De Bary, Conjugaten, pag. 8.

Auch die Gliederung des Vegetationskörpers der Siphoneen hat Wege eingeschlagen, die schliesslich zur Herstellung eines Pflanzenkörpers führen, dessen Gliederung mit dem höherer Pflanzen im Wesentlichen übereinstimmt, nur dass der ganze Vegetationskörper nur aus einem einzigen Schlauche besteht. Der oberirdische Theil ist im einfachsten Falle wie bei *Botrydium granulatum* eine kleine, grüne Blase, während der unterirdische Theil ein verzweigtes Wurzelsystem darstellt. Bei *Vaucheria* finden wir statt der grünen Blase lange, verzweigte Schläuche, während der Wurzeltheil verhältnissmässig viel weniger entwickelt ist, als bei *Botrydium,* und bei der höchst differenzirten Form endlich, bei *Caulerpa,* treffen wir einen cylindrischen, im Schlamme kriechenden Stamm, der auf seiner Unterseite Wurzeln, auf seiner Rückenseite blattartige Gebilde, auf seinen Flanken Seitensprossen trägt.

Ganz anders ist die Richtung, in welcher die Differenzirung des Vegetationskörpers bei Protococcaceen und Volvocineen vor sich gegangen ist. Auch hier finden wir einzellige Formen, unter den Protococcaceen die »Eremobien«, unter den Volvocineen z. B. *Chlamydomonas.* Bei anderen Formen derselben Reihen zeigt der Vegetationskörper eine Complicirung dadurch, dass er aus Zellkolonien oder Zellfamilien zu Stande kommt: bei den Protococcaceen durch Aneinanderlegen von ursprünglich getrennten Zellen, bei den Volvocineen durch Zelltheilung und eigenthümliche, hier nicht näher zu schildernde Wachsthumsvorgänge. Erwähnt seien nur für die Protococcaceen die zierlichen runden, aus einer Vielzahl von Zellen bestehenden Scheiben von *Pediastrum,* die sackartigen Netze von

---

[1]) Vergl. Fig. VIII. auf pag. 241 des 2. Bandes dieses Handbuches, die Wurzel ist dort mit p bezeichnet.

Hydrodictyon, für die Volvocineen die viereckigen Zellscheiben von *Gonium*, die im Wasser frei beweglichen Hohlkugeln von *Volvox*. Es lässt sich zeigen, dass auch innerhalb jeder dieser Reihen, welche offenbar nahe verwandt sind, ein Fortschritt vom Einfachen zum Complicirteren stattfindet, so dass z. B. bei *Volvox globator* die einzelnen Zellen eines Coenobiums einander nicht mehr gleichwerthig sind (was noch bei den ganz ähnlich gebauten Coenobien von *Eudorina* der Fall ist), wie die Erscheinungen bei der Fortpflanzung zeigen. Etwas Aehnliches, wie die Bildung eines Coenobiums kommt übrigens auch bei den Confervaceen vor, z. B. bei *Coleochaete scutata*. Hier hat der Vegetationskörper die Form einer rundlichen Scheibe, welche aus einzelnen, dicht mit einander verbundenen Zellfäden besteht, welche bei anderen Formen derselben Gattung deutlich von einander getrennt sind. Unter den Phaeophyceen findet sich eine ganz ähnliche Form des Vegetationskörpers bei der Gattung *Myrionema*. Im Uebrigen ist hier die Gliederung des Vegetationskörpers eine noch viel reichere und mannigfaltigere, als bei den grünen Algen, den Chlorophyceen. Als Ausgangspunkt können wir einfache Fadenalgen, wie sie die Gattung *Ectocarpus* bilden, nehmen. Der Vegetationspunkt ist hier meist ein interkalarer, bei kriechenden Fäden ein apikaler. Von hier aus ist nach zwei, resp. drei Richtungen hin eine Differenzirung des Vegetationskörpers eingetreten bei den Mesogloeaceen, den Cutlerien und Sphacelarien. Als Beispiel für die erste Abtheilung mag *Liebmannia Leveillei* gelten. Die Pflanze besteht aus verzweigten, cylindrischen Gliedern von 1 bis 3 Millim. Durchmesser. Ein Querschnitt durch den Vegetationskörper zeigt, dass derselbe nicht aus einem Zellgewebe, sondern aus einer Verflechtung von Zellfäden besteht. An dünneren Sprossen gelingt es, dieselben sämmtlich auf die Verzweigungen eines axilen Zellfadens, der an seinem oberen Ende ganz so beschaffen ist, wie ein *Ectocarpus*-Faden, zurückzuführen, der Vegetationspunkt ist auch hier nicht apikal, sondern überragt von einer Reihe von Zellen, welche ihr Wachsthum eingestellt haben, und von oben her absterben. Unterhalb des Vegetationspunktes entstehen entweder »Langtriebe« oder »Kurztriebe.« Jene erstgenannten, die Langtriebe, verzweigen sich wie die Hauptachse, nur sind alle Verzweigungen gegen die Peripherie hin gerichtet. Die Kurztriebe erreichen nur eine geringe Länge und stellen dann ihr Wachsthum ein. Ihre Zellen schwellen dabei kugelig an und sind hauptsächlich die Träger der Phycophaeinkörper, also Assimilationsorgane. Sie bilden dicht gedrängt das peripherische Gewebe der Sprosse und verzweigen sich aus ihren Basalzellen weiter, und zwar entstehen hier, soweit meine Beobachtungen reichen, nur wieder Kurztriebe, oder statt dieser Sporangien; andere Aeste, die an nicht näher bestimmten Stellen entstehen, wachsen abwärts und legen sich den Zellen der Haupt- und Nebenachsen an, umschlingen dieselben und dienen so dem Ganzen zur Festigung, ähnlich den »Berindungsfäden«, wie sie bei manchen *Ectocarpus*-Arten vorkommen, Zweige, welche mit den als Haftorgane ausgebildeten in Parallele zu setzen sind. Es ist hier also, *Ectocarpus* gegenüber eine bedeutende Differenzirung der Sprosse eingetreten, die dort alle gleichwerthig waren: ein centrales Achsensystem ist bei *Liebmannia* in Wachsthum und Funktion verschieden von einem peripherischen. In anderer Weise ist bei *Cutleria* der Vegetationskörper *Ectocarpus* gegenüber ein complicirterer. Der Thallus hat hier die Form von flachen verzweigten Bändern, die aus gewöhnlichem Zellgewebe bestehen. Die Betrachtung des Vegetationspunktes zeigt aber, dass hier eine Anzahl freier, von einander getrennter Zellfäden sich finden, welche ganz wie bei *Ectocarpus* gebaut sind, die aber weiter nach hinten mit einander zu einem Gewebe verwachsen.[1])

Aehnliches liesse sich auch noch von anderen Phaeosporeen anführen, hier mag nur noch auf eine andere Reihe derselben, die Fucaceenreihe aufmerksam gemacht sein, bei welcher in der Gattung *Sargassum* Formen sich finden, welche Blätter besitzen, die ganz wie die mancher höheren Pflanzen gestaltet sind. Hier genügt es, darauf hingewiesen zu haben, dass auch innerhalb der Verwandtschaftsgruppe der Phaeophyceen die Differenzirung des Vegetationskörpers nach verschiedenen Richtungen hin erfolgt ist. Und ebenso ist es bei der dritten Algengruppe, der der Florideen. Es finden sich hier Formen wie z. B. *Callithamnion*, welche aus verzweigten Zellreihen bestehen, solche deren Thallus zu Stande kommt durch Verflechtung (resp. Verschleimung der Zellwände) ursprünglich getrennter Zellfaden und solche, deren Vegetationskörper aus echtem, durch Zelltheilung entstandenem Gewebe besteht und die mannigfaltigsten Formen annimmt. Eine der merkwürdigsten ist die der *Polyzonia jungermannoïdes* (vergl. Fig. 9), welche ganz aussieht wie eine kleine *Jungermannia*. Sie besitzt zwei Reihen schief gestellter Blätter und auf der Bauchseite des kriechenden Stämmchens Wurzeln, die wie dies auch bei einzelnen Haftorganen anderer Florideen zu geschehen pflegt, durch Auswachsen einer Anzahl von Rindenzellen entstehen. Auf die Abbildung (Fig. 14) von *Plocamium* mag hingewiesen werden, weil sie zeigt, wie Sprosse hier zu Haftorganen umgebildet werden können, welche sehr viel Aehnlichkeit haben mit denen von *Ampelopsis* und mancher *Cissus*-Arten. Wie dort der Gipfel der

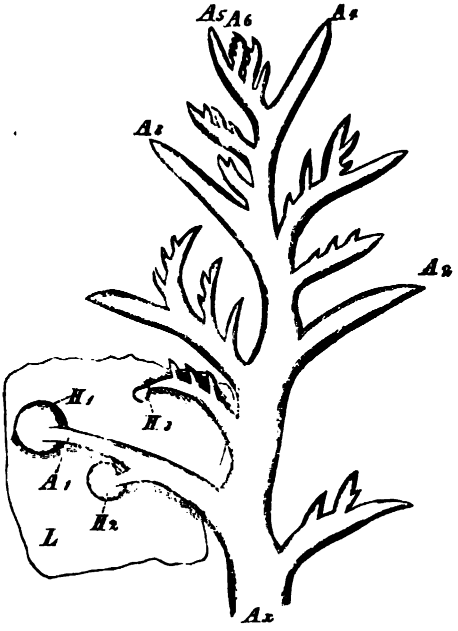


Fig. 14. (B. 835.)

Plocamium coccineum. Oberer Theil eines Sprosses. An den zwei unteren Zweigen links haben sich die Spitzen zu Haftscheiben (H_1, H_2, H_3) ausgebildet, welche einer flachen anderen Alge (L), von der nur ein Stück gezeichnet ist, dicht angepresst sind.

---

[1]) Eine andere Reihe führt von *Ectocarpus* aus zu den Sphacelarien (vergl. PRINGSHEIM, Ueber den Gang der morphologischen Differenzirung in der Sphacelarienreihe. Abhandl. der Berliner Akad. 1871). Während bei *Ectocarpus* alle Zweige gleichartig sind, hat *Cladostephus* wirtelig gestellte Blätter (oder Kurztriebe) und Haare. Die Früchte (Sporangien) erscheinen auf besonders modificirten »Fruchtblättern«, welche von den vegetativen Blättern in Zeit und Ort ihrer Anlage differiren, auch einfacher gebaut sind. Während also bei *Ectocarpus*-Arten Früchte und Haare nur modificirte Zweig-Theile sind, erscheinen sie bei Sphacelarienformen als selbständige Zweigformen, die Haare sind schon ganze für sich bestehende modificirte Zweige und die Früchte erscheinen auf besonderen Fruchtästen. Bei den niederen Formen der Reihe (*Halopteris, Stypocaulon* etc.) nehmen Kurz- und Langtriebe noch denselben Ursprung, und zeigen Uebergänge. Bei *Cladostephus* ist die Endverzweigung des Stammes, Blatt- und Haarbildung scharf getrennt, schon durch den verschiedenen Ursprungsort dieser Organe, die ganz unabhängig von einander erscheinen.

Ranken, so hat sich hier der Gipfel der Sprosse H_1, H_2, H_3 zur Haftscheibe[1]) verbreitet, mittelst welcher die Alge sich an einer andern flächenförmigen Alge festhält. Verfolgt man die einzelnen Verwandtschaftsreihen, so lassen sich oft die allmählichsten Uebergänge von einfachen zu complicirter organisirten Formen nachweisen.

Dasselbe wiederholt sich bei den Muscineen. Der Ausgangspunkt ist hier in der Lebermoosreihe[2]) ein bandförmiger, gabelig verzweigter Thallus, welcher mit einzelligen Wurzelschläuchen an dem Boden befestigt ist. Eine Differenzirung der Sprosse eines solchen Thallus tritt insofern ein, als bei manchen Formen diejenigen Zweige, welche Sexualorgane produciren, damit ihr Wachsthum abschliessen, bei *Aneura* sich ausserdem auch noch charakteristisch ausbilden. Bei *Blasia*, einer ebenfalls thallosen Form sehen wir zuerst Blätter auftreten. Sie liegen aber noch in der Ebene des platten Sprosses, so dass man sie früher auch einfach als Abschnitte desselben bezeichnet hat. Sie sind aber distinkte, im Vegetationspunkt gesondert angelegte Sprossungen begrenzten Wachsthums, die unbedenklich als Blätter bezeichnet werden können. *Fossombronia* bildet dann, wie früher geschildert, den Uebergang zu den »beblätterten Lebermoosen.« Blatt und Stengel sind hier schon scharf von einander geschieden, allein die Ausbildung der Sprosse selbst ist noch eine sehr einfache, diejenigen, welche weibliche Geschlechtsorgane tragen, schliessen damit ihr Wachsthum ab.

Bei den Laubmoosen sind die Gestaltungsverhältnisse des Vegetationskörpers fast eben so einfach, die Arbeitstheilung der verschiedenen Sprosse sogar noch einfacher als bei den thallosen Lebermoosen. Wir finden, dass ein Spross, der Geschlechtsorgane trägt, mit dem Auftreten derselben gewöhnlich sein Wachsthum abschliesst,[3]) ohne aber charakteristische Umbildungen zu erleiden (wie bei thallosen Lebermoosen, z. B. *Marchantia* und *Aneura)*, der Schutz der Geschlechtsorgane, um welchen es sich dabei handelt, wird von den Blattorganen übernommen, die dann auch zu diesem Zwecke in den Antheridien und Archegonienständen besonders ausgebildet sind. Von den Muscineen an aufwärts bei Gefässkryptogamen und Samenpflanzen bleibt die Gliederung des Vegetationskörpers im Wesentlichen dieselbe, nur ist die Zahl der Um- und Rückbildungen[4]) hier noch eine viel mannigfaltigere. Wir finden Muscineen und Thallophyten gegenüber hier vor Allem die Wurzel in höherer Weise ausgebildet, hat sie hier doch, bei Pflanzen, deren Grösse die der Muscineen oft ein Vielfaches übertrifft und die meist Landbewohner sind, ganz andere Aufgaben zu erfüllen, als bei Thallophyten und Muscineen.

Was die Gliederung der Sprosse in Stamm und Blatt betrifft, so mag hier nur noch einmal darauf aufmerksam gemacht werden, dass die Erreichung einer höheren Gliederung in verschiedenen Verwandtschaftskreisen unabhängig, aber in analoger Weise vor sich gegangen ist. Wir sehen z. B. den aus einem querwandlosen Schlauche bestehenden Vegetationskörper der Caulerpen in Stamm,

---

[1]) Vergl. auch MAGNUS, Die botan. Ergebnisse der Nordseefahrt. Berlin 1874, pag. 69, wo der Vorgang des Näheren beschrieben ist.

[2]) Von der Seitenreihe der Marchantien wird hier abgesehen, vergl. betreffs derselben Bd. II. des Handb., pag. 326.

[3]) Ein solcher Spross verhält sich also ebenso wie eine einjährige phanerogame Pflanze.

[4]) Die letztere kann so weit gehen, dass der Vegetationskörper wieder die Form eines Thallus annimmt, wie bei den Lemnaceen, namentlich *Wolfia arrhiza*, wo weder Blätter noch Wurzeln, auch keine Gefässbündel in dem sehr kleinen Vegetationskörper vorhanden sind.

Wurzel und Blatt gegliedert, ebenso den von *Cladostephus*, mancher Phaeophyceen und Florideen, den der Lebermoose, der Farne, Phanerogamen etc. In keinem dieser Fälle aber können wir sagen, dass die Gliederung eine homologe sei. Lebermoose und Farne z. B. sind unzweifelhaft nahe verwandt, allein der Vegetationskörper eines beblätterten Lebermooses ist, wie wir wissen, nicht dem eines Farnkrauts, sondern dem eines thallosen Farnprothalliums homolog, die Erwerbung einer Gliederung in Stamm und Blatt kann also an der ungeschlechtlichen Generation der Farnkräuter ganz ebenso selbstständig, d. h. von einfachen, ungegliederten Formen aus fortschreitend vor sich gegangen sein, wie wir dies bei dem Vegetationskörper der ungeschlechtlichen Generation der Lebermoose schon deshalb annehmen können, weil wir hier eine ganze Anzahl von Uebergangsstufen zwischen thallosen und foliosen Formen kennen. Die Untersuchung darüber, wie eine höhere Gliederung im Pflanzenreich zu Stande gekommen ist, darf also ebenso wenig, wie man dies betreffs der Anordnung des natürlichen Systemes thun kann, in linearer Weise vor sich gehen, d. h. derart, dass man aus den verschiedenen Abtheilungen die Formen in eine annähernd continuirliche Reihe zusammenstellt, sondern sie muss für jede einzelne Abtheilung zunächst besonders geführt werden.[1]) — Was hier ganz im Allgemeinen für die Gliederung des Vegetationskörpers überhaupt, vor Allem für das Auftreten beblätterter Sprosse gesagt ist, das ist für besonders abweichende Formen des Vegetationskörpers seit lange bemerkt worden. Es sollen aber zunächst diese analogen Bildungen hier soweit sie bekannt sind, näher besprochen werden, wobei es sich natürlich nur um Hervorhebung einiger prägnanten Erscheinungen handeln kann, denn bei genauerer Beobachtung wird man fast in jedem Verwandtschaftskreise eine Anzahl analoger Bildungen auffinden können. Was das Zustandekommen derselben betrifft, so können sie einerseits dadurch entstehen, dass Pflanzen verschiedener Verwandtschaft sich denselben äusseren Lebensbedingungen in derselben Weise anpassen, andererseits aber treten sie auch in Fällen auf, wo wir eine direkte Beziehung zu äusseren Bedingungen nicht kennen.

Für die erste Kategorie ein auffallendes Beispiel liefern die Succulenten, von denen hier nur die Cactus-Form hervorgehoben sein mag, welche bekanntlich dadurch entsteht, dass die Blätter verkümmern, der Stamm aber eine fleischige Textur annimmt, durch diese Oberflächenverringerung wird die Verdunstung heruntergesetzt, eine Eigenschaft welche durch bestimmte anatomische Charaktere der Epidermis noch erhöht wird. Ausser den Cacteen können nun aber Pflanzen von ganz verschiedener Verwandtschaft dieselbe Form des Vegetationskörpers annehmen: so bestimmte *Euphorbia*- und *Mesembryanthemum*-Arten. Es würden diese, der Natur der Sache nach langsam wachsenden Pflanzen die von Thieren ihres Wassergehalts wegen begierig aufgesucht werden, längst ausgerottet sein, wenn sie nicht durch Stacheln geschützt wären. Zur Bildung der Stacheln, welche in kleinen Büscheln beisammenzustehen pflegen, sind aber bei der Cacteen-Form der drei genannten Familien ganz verschiedene Theile verwendet worden: bei den Cacteen sind die Stacheln umgewandelte Blattanlagen, bei den Euphorbien z. B. *E. trigona* umgewandelte Nebenblätter, bei den cacteenartigen *Mesembryanthemum*-Arten z. B. *M. stelligerum*, *radiatum*, wo die

---

[1]) Aus dem eben angeführten Gesichtspunkt erklärt es sich auch theilweise, warum eine allgemeine Definition des Blattes, die für alle Abtheilungen gelten soll, auf so grosse Schwierigkeiten stösst, denn das Blatt der Lebermoose z. B. ist dem der Farne analog nicht homolog.

Stacheln wie bei den Cacteen in Büscheln auf einem Polster stehen, sind dieselben einfache Haare, die aus einer Epidermiszelle hervorgehen.[1]

Merkwürdige Parallelbildungen sind ferner wie schon Darwin hervorhebt[2]) die »Pollinarien«, vieler Orchideen und Asclepiadeen: in beiden weit auseinanderstehenden Familien bleiben die Pollenmassen einer Anthere mit einander vereinigt und sitzen einem Stiele, dem Klebstöckchen, auf, sie sind dazu bestimmt, von Insekten auf die Narben anderer Blühen transportirt zu werden.

Wir können hier ferner auf die Strukturübereinstimmung der Wasserpflanzen aus den verschiedensten Familien hinweisen, sie zeichnen sich alle aus durch Reduktion der Gefässbündel die bis zum völligen Verschwinden derselben geht, durch grosse Intercellularräume und viele durch fein zertheilte Blätter (Wasserranunkeln, *Hottonia*, *Myriophyllum* etc.) Die genannten Fälle sind solche, in welche nicht nahe mit einander verwandte Pflanzen unter dem Einflusse gleicher Lebensbedingungen analoge Gestalt- oder Strukturverhältnisse zeigen. Dahin dürfen wir auch die Thatsache rechnen dass bei zwei einander keineswegs nahe verwandten Moossarten *Leucobryum* und *Sphagnum* eine im Wesentlichen übereinstimmende Blattstruktur auftritt: eine Anzahl von Zellen verliert ihren Inhalt, erhält Löcher in der Wand und dient nun als Capillarapparat zur Wasseraufsaugung (vergl. Bd. II., pag 366 u. 393). Ferner finden wir in der Abtheilung der Glumifloren mehrmals unabhängig von einander die Erscheinung auftreten, dass ein Deckblatt sich zu einem harten krugförmigen Gebilde um die weibliche Blüthe zusammenschliesst. So bei dem »*Utriculus*« von *Carex*, dem »*Involucrum*« von *Coix*, während physiologisch gleichwerthige Bildungen in derselben Reihe auch auf ganz andere Weise zu Stande kommen können.[3]) Es giebt aber eine Anzahl von analogen oder Parallelbildungen, die wenigstens nach unseren jetzigen Kenntnissen rein morphologische, d. h. zu den äusseren Lebensbedingungen nicht in Beziehung stehende sind.

Hierher rechne ich z. B. die Thatsache, dass die Heterosporie d. h. die Bildung von nur Antheridien erzeugenden Mikrosporen und von nur Archegonien producirenden Makrosporen in den verschiedenen Verwandschaftskreisen der »Gefässkryptogamen« unabhängig von einander vor sich gegangen ist. Wir sehen heterospore Formen bei den Farnen (im engern Sinn), bei den Equisetinen, und den Lycopodinen, bei letzteren ist sogar (wie ich glaube), die Heterosporie zweimal aufgetreten, nämlich in der Unterabtheilung der Lycopodiaceen und in der der Ligulaten. Ob auch die Samenpflanzen von (ausgestorbenen) homosporen Formen oder von heterosporen abstammen, dafür haben wir keinen Anhaltspunkt und Spekulationen darüber würden in Folge dessen zwecklos sein.

Ferner sehen wir die Erscheinung, dass die Geschlechtsorgane durch Aushöhlung der Blüthenachse in eine becherförmige Bildung versenkt worden, unabhängig von einander bei den Lebermoosen, welche man als *Jungermanniae geocalyceae* bezeichnet (vergl. Bd. II., pag. 351 ds. Handbuchs) und bei Inflorescenzen und Blüthen der Samenpflanzen auftreten. Bezüglich der letzteren ist hier z. B. zu erinnern an die Inflorescenzen der Feige, welche aus einer becherförmigen Achse bestehen an deren Innenwand zahlreiche Blüthen sitzen, oder an die Bildung des unterständigen Fruchtknotens, der ebenfalls durch Hohlwerden der Blüthenachse zu Stande kommt, Wachsthumsvorgänge, die denen bei der Bildung des »Fruchtsackes« der Geocalyceen, Jungermannieen analog sind. Als wichtigste Parallelbildung aber betrachten wir die oben hervorgehobene, dass die Gliederung des Vegetationskörpers in Stamm und Blatt in verschiedenen Verwandtschaftskreisen offenbar unabhängig von einander vor sich gegangen ist.

---

[1]) Vergl. Delbrouck, Die Pflanzenstacheln, pag. 27 (Hanstein, Bot. Abhandl. 3. Band).

[2]) Entstehung der Arten. 6. Aufl., pag. 217.

[3]) Vergl. Zur Entwicklungsgesch. einiger Inflorescenzen. Pringsh. Jahrb. XIV. Bd.

B. Specieller Theil.

I. Abtheilung:

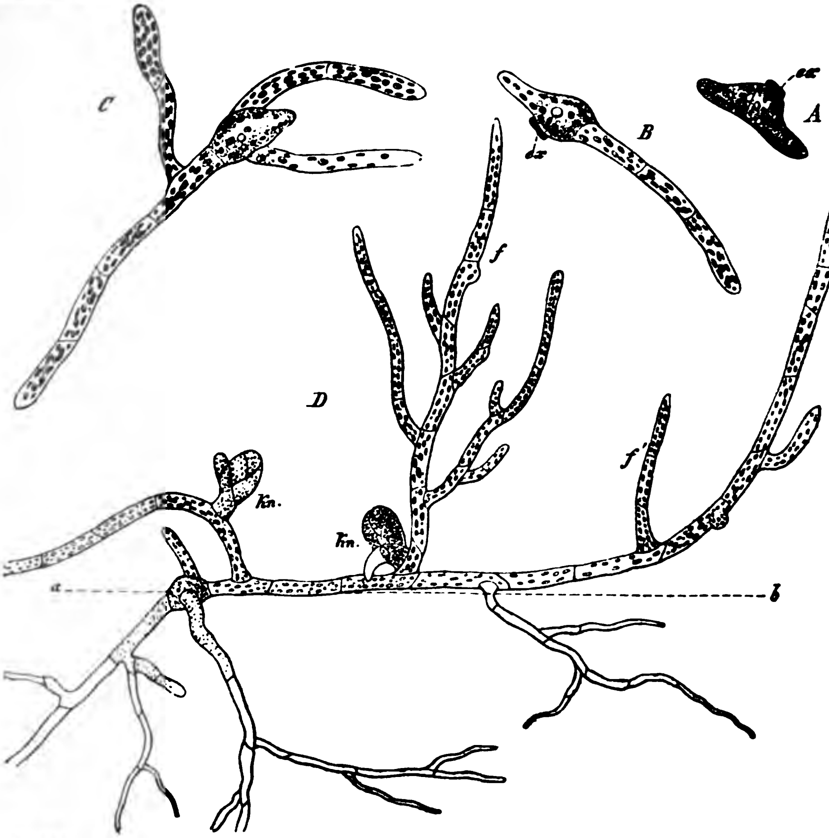
Entwicklungsgeschichte des Sprosses.

1. Kapitel.

Entwicklungsgeschichte des Laubsprosses.

§ 1. Embryologie. — Die Aufgabe der Embryologie ganz im Allgemeinen gefasst, ist die Verfolgung derjenigen Vorgänge, durch welche aus der Keimzelle, sei dieselbe nun eine geschlechtlich oder ungeschlechtlich erzeugte Spore oder die befruchtete Eizelle der Samenpflanzen, der Vegetationskörper die Form gewinnt, die er bei der erwachsenen Pflanze hat. Bei den Samenpflanzen speciell bezeichnet man aber — wie ich glaube nicht mit Recht — die aus der Eizelle hervorgegangene junge Pflanze, resp. die Anlage derselben nur so lange als Embryo, als sie noch im Samen eingeschlossen ist, obwohl auch bei der Keimung häufig noch Embryonalstadien durchlaufen werden, wie dies z. B. auffallend hervortritt, wenn man die Keimung der Orchideen mit der anderer Monokotylen vergleicht.

Die Entwicklung der Keimzelle zum Vegetationskörper kann nun auf zweierlei Art vor sich gehen, entweder direkt, oder indirekt, es kann, wenn man einen besonderen Ausdruck dafür haben will, die Keimung eine homoblastische oder heteroblastische sein, beide Entwicklungsarten sind auch hier durch Uebergänge verbunden. Eine direkte oder homoblastische Keimung ist es z. B. wenn die Schwärmspore einer *Vaucheria* z. B. *Vaucheria secsilis* in einen grünen mit einem wurzelähnlichen Haftorgan versehenen Schlauch auswächst, also direkt die Form annimmt, welche der Vegetationskörper Zeitlebens hat. Eine direkte Keimung ist es ferner, wenn aus der befruchteten Eizelle eines Farnkrauts ein Embryo hervorgeht, dessen Organisation mit der der erwachsenen Pflanze im Wesentlichen übereinstimmt. Für die indirekte Keimung das auffallendste Beispiel bieten uns die Laubmoose aus deren Spore sich ein zunächst meist confervenähnlicher Vorkeim entwickelt, das Protonema (Fig. 15), an welchem dann erst als Seitenknospen die beblätterten Moosstämmchen entspringen, während bei dem Lebermoose *Radula* aus der keimenden Spore eine kuchenförmige Zellfläche hervorgeht, und erst aus einer Randzelle derselben das beblätterte Stämmchen. Die Thallophyten endlich bieten uns zahlreiche Beispiele indirekter oder heteroblastischer Keimung. So gehen aus der Keimung der Carposporen von *Lemanea* zunächst einfache Zellfäden, oder einschichtige kriechende Zellplatten hervor, an welchen sich dann als Seitenäste erst die komplicirt gebauten Thallusäste entwickeln, welche den Vegetationskörper der erwachsenen Pflanze bilden, und die Geschlechtsorgane tragen. Und noch auffallender ist die Keimung der befruchteten Eizellen (Oosporen) von *Cutleria* (vergl. Bd. II., pag. 215 des Handbuches). Die keimende Spore entwickelt sich hier zunächst zu einem keulenförmigen Zellkörper, (**Falkenberg**, a. a. O. Fig. 8, VII.), an welchem später seitliche flache Aeste entstehen, welche ein ganz anderes Wachsthum zeigen,



(B. 336.)

Fig. 15.

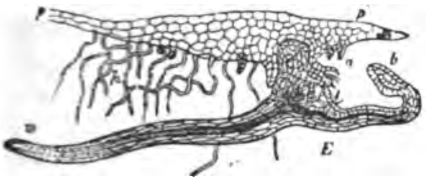
Funaria hygrometrica, aus Sporenkeimung hervorgegangenes Protonema (nach **Müller-Thurgau** A, B, C junges, D älteres Stadium, ab Bodenoberfläche. Kn sind zwei Anlagen beblätterter Moossstämmchen, welche sich am Protonema gebildet haben.

(kriechende Flachsprosse sind) als der die Geschlechtsorgane tragende Thallus, dessen Entwicklung aus den Flachsprossen hier noch nicht bekannt ist. Uebergangsformen zwischen direkter und indirekter Keimung werden vor Allem dann auftreten, wenn aus der keimenden Fortpflanzungszelle ein Gebilde hervorgeht, das zwar anders organisirt ist, als der definitive Vegetationskörper, aber allmählich in denselben übergeht. Dies findet z. B. statt bei den beblätterten (foliosen) Lebermoosen, deren Spore zunächst zu einem gegliederten Zellfaden auswächst, in dessen Endzelle die Anlage des beblätterten Sprosses gebildet wird, der aber zunächst nur zwei seitliche Blattreihen, und auch diese nur von sehr einfachem Baue besitzt, erst allmählich gewinnt er seine definitive Form (vergl. Bd. II., pag. 359). Und in noch einfacherer Weise findet derselbe Vorgang statt bei einigen thallosen Formen z. B. *Aneura*, wo aus der Sporenkeimung zunächst ein Schlauch hervorgeht, der sich durch Querwände fächert, nach einiger Zeit tritt in der Endzelle der Zellreihe eine zur Längsachse derselben geneigte Wand auf, der sich eine zweite, entgegengesetzt geneigte aufsetzt, und damit ist die Scheitelzelle, welche der erwachsenen *Aneura*-Pflanze eigen ist, gebildet. Vorkeim und Vegetationskörper der Pflanze sind also in diesen Fällen nicht scharf getrennt, sondern gehen in einander über.

Die Aufgabe der folgenden Darstellung ist die Embryologie der Samenpflanzen, ausgehend von der befruchteten Eizelle, während die Bildung der Eizelle selbst erst in einem späteren, die Entwicklung der Fortpflanzungszellen überhaupt besprechenden Abschnitt gegeben werden soll.

Für sämmtliche »Gefässpflanzen« von den Gefässkryptogamen aufwärts gilt der Satz, dass die Entwicklung des Embryo aus der befruchteten Eizelle eine in den wesentlichen Zügen gleich verlaufende ist. Ueberall sehen wir die befruchtete, mit einer Membran umgebene Eizelle zunächst durch Fächerung sich in einen kleinen Zellkörper, den Embryo, verwandeln und an diesem unabhängig von einander eine Stammknospe, eine Wurzel und ein, zwei oder mehr Blätter (die Cotyledonen) angelegt werden. Im Einzelnen kommen freilich bei den einzelnen Abtheilungen, ja auch innerhalb einer und derselben Abtheilung mehr oder minder weitgehende Differenzen vor.

Die Embryobildung der Gefässkryptogamen ist schon pag. 208 ff. I. Bd. dieses Handbuches ausführlich dargestellt. Es genügt also hier hervorzuheben, dass der Entwicklungsgang der ist, dass an dem wenigzelligen Embryo schon die Anlage der verschiedenen Organe wahrnehmbar ist, es theilt sich der annähernd kugelige Embryo in acht Octanten (wie viele anders ähnlich geformte Zellen) einer dieser Octanten wird verwendet zur Bildung der Stammknospe, zwei andere (resp. drei) zu der eines oder zweier Blätter, welche als Cotyledonen bezeichnet werden, weil sie unabhängig von der Stammknospe angelegt werden, ein weiterer liefert die erste Wurzel und aus dem Rest geht das umfangreiche Saugorgan, der Fuss hervor, mittelst dessen der Embryo aus dem Prothallium Nährstoffe an sich zieht. Die Fig. 16 mag dazu dienen an diese Verhältnisse hier kurz zu erinnern.



(B. 337.) Fig. 16.

Adiantum Capillus Veneris: E Embryo (junge Pflanze) welcher den Archegonienbauch, in welchem er entstanden ist, durchbrochen hat. Er hängt mit dem Prothallium nur noch durch das Saugorgan, den Fuss zusammen; w erste Wurzel, im Begriff in den Boden einzudringen, b Cotyledon p Prothallium mit unbefruchteten Archegonien (a) und Wurzeln h (nach SACHS).

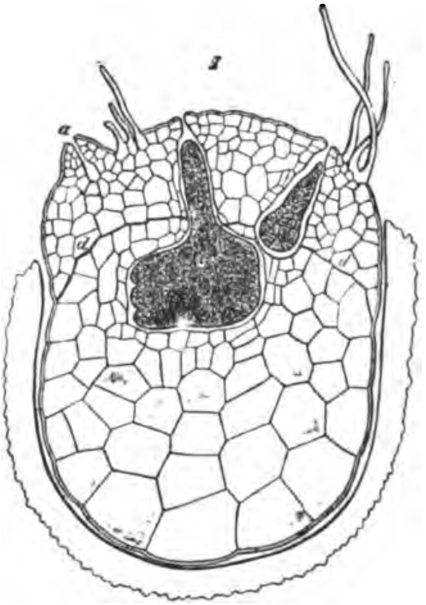


Fig. 17. (B. 338.)

Längsschnitt durch eine mit Prothalliumgewebe erfüllte Makrospore von *Selaginella Martenssii.* Es haben sich zwei Embryonen entwickelt, die beide durch Streckung des Embryoträgers (e an dem Embryo rechts) aus dem Archegonienbauch in das Prothallium hinabgeschoben werden. a unbefruchtet gebliebenes Archegonium. — Nach PFEFFER.

Die meisten Anknüpfungspunkte an die Embryobildung der folgenden Abtheilung, die der Gymnospermen, bietet *Selaginella*. Der Embryo theilt sich durch die erste auftretende Wand in zwei Hälften, von denen die eine, obere den Embryoträger (E Fig. 17 in dem Embryo rechts) liefert, mittelst dessen der Embryo in das sekundäre Prothallium, welches die Makrospore erfüllt, hinabgeschoben wird, die andere den Embryo selbst bildet. Der letztere besitzt zwei Cotyledonen, welche denen mancher Dikotylen nicht unähnlich sind. Die Bildung eines Embryoträgers wiederholt sich bei den Gymnospermen und vielen Angiospermen. Merkwürdige Differenzen für die Embryobildung finden sich bei den Gymnospermen, von denen die Coniferen, welche am genauesten bekannt sind, hier angeführt sein mögen, und zwar zunächst bei der Hauptabtheilung derselben, den Araucariaceen, welche die Abietineen, Cupressineen u. a. als Unterabtheilungen umfassen.

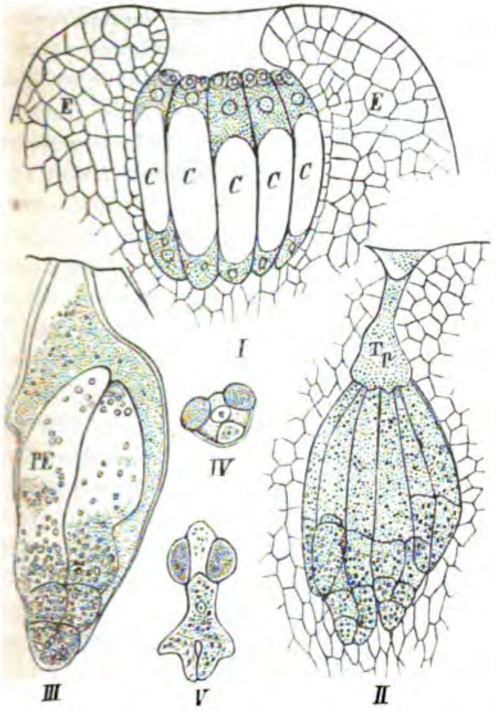
Die Befruchtung der grossen Eizelle der Archegonien, die in den wesentlichen Zügen ihres Baues durchaus mit den Eizellen der Archegonien der Gefässkryptogamen übereinstimmen, findet hier nach STRASBURGER in der Weise statt, dass aus dem Pollenschlauch ein sphaerischer, zellenartiger Ballen in die Eizelle übertritt, und mit dem Kerne derselben verschmilzt. Der aus dieser Verschmelzung hervorgegangene Kern (»Keimkern«) wandert nun in den dem Halstheil des Archegoniums gegenüberliegenden Theil der grossen Eizelle und hier beginnt die Bildung des »Vorkeims«. Mit diesem vieldeutigen Namen, bezeichnet man hier wie bei den Angiospermen die Entwicklungsstufe des Embryos auf welcher es noch nicht zur deutlichen Abgrenzung von Embryoträger und Embryoanlage selbst gekommen ist. Es grenzt sich nun der zum Vorkeim werdende, den Keimkern enthaltende kleine untere Theil der Eizelle entweder sofort gegen den oberen grösseren Theil durch eine Wand ab (so bei den Cupressineen), oder es geschieht dies erst, nachdem der Kern sich einigemale getheilt hat, und um die Tochterkerne sich Zellen gebildet haben.

Bei den Cupressineen (vergl. Fig. 18.) zerfällt das untere Drittel der Eizelle in drei über einander liegende Zellen, von denen bei *Thuja occidentalis* nur die beiden oberen (dem Archegonienhals zugekehrten) in je vier Zellen zerfallen, während die untere sich zur Scheitelzelle der Embryoanlage constituirt. Durch die Streckung der oberen, den Embryoträger bildenden Zellen wird die Embryoanlage aus dem Archegonium heraus in das Prothallium geschoben. Hier bildet also jedes Archegonium nur einen Embryo, der anfangs mit zweischneidiger Scheitelzelle wächst, die sich aber bald verliert. — Bei *Juniperus* dagegen theilt sich auch die unterste der drei übereinander liegenden Zellen durch gekreuzte Längswände in vier Zellen, welche durch die Streckung der obern hervorgeschoben werden, die vier Zellen aber runden sich ab, trennen sich von einander und jede trägt an ihrem Ende eine Embryoanlage; hier gehen also aus einem Archegonium vier solche hervor, von denen jedoch nur eine zum Keim sich ausbildet. — Anders ist schon die erste Entstehung des Embryos der Abietineen: Der (aus Verschmelzung des Spermakerns mit dem Eikern hervorgegangene) Keimkern wandert auf den Grund der Eizelle, durch Theilung desselben entstehen zwei, dann vier Kerne, durch Plasmaanhäufung um dieselben bilden sich hier neben einander in einer Querebene liegend vier Zellen; diese theilen sich durch Querwände in drei über einanderliegende Etagen: die Zellen der zweiten Etage wachsen zu sehr langen, vielfach gebogenen Schläuchen aus, während die der oberen als Rosette im Archegonium stecken bleiben,[1] die vier Zellen der untersten

---

[1] Sie sind in Fig. 19, 1, nicht mehr wahrnehmbar.

Etage, welche durch jene Streckung in das Endosperm hinausgeschoben werden, theilen sich noch wiederholt und tragen so zur Verlängerung des Vorkeimfadens bei; dann trennen sich die vier Zellreihen des Vorkeims von einander, jede trägt eine Gipfelreihe, welche die Keimanlage so erzeugt, dass von vornherein die Existenz einer Scheitelzelle ausgeschlossen scheint (Fig. 19, 1). Es entstehen also auch bei den Abietineen aus einem Archegonium vier Keimanlagen; jedoch verhält sich *Picea vulgaris* in dieser Beziehung ähnlich wie *Juniperus*, indem die untere der drei primären Vorkeimzellen sich nicht spaltet und nur eine Keimanlage bildet. — Bei *Taxus baccata* besteht die Embryoanlage aus zwei oder drei Etagen, deren obere sich streckt und die Vorkeimschläuche bildet; die untere Etage besteht aus vier bis sechs Zellen, von denen jedoch schliesslich nur eine die Keimanlage erzeugt; ein Auseinanderweichen der Schläuche findet nicht statt. — Bei *Gingko*, wo die Keimentwicklung erst nach dem Abfallen der Samenknospe vom Baume beginnt, theilt sich zunächst der Kern der Eizelle, und durch wiederholte Theilung des Tochterkerns entsteht eine grössere Anzahl von



(B. 339.) Fig. 18.

(Nach STRASBURGER) I Längsschnitt durch den Scheitel einer Makrospore (Embryosacks) von *Callitris quadrivalvis*, es sind fünf befruchtungsfähige Archegonien getroffen (C, C), welche einen kurzen Halstheil besitzen, E das Prothallium (Endosperm). II Embryosackscheitel von *Juniperus virginiana* mit 6 durch den Pollenschlauch (Tp) befruchteten Archegonien, aus dem unteren Theile der Eizelle ist in jedem Archegonium eine Embryoanlage entstanden, die ursprünglich aus drei übereinander gelegenen Zellen besteht, die Zellen theilen sich später noch durch Längswände und die oberste Etage streckt sich zum Embryoträger (PE, Fig. III), welche einen weiter fortgeschrittenen Embryo derselben Pflanze zeigt).

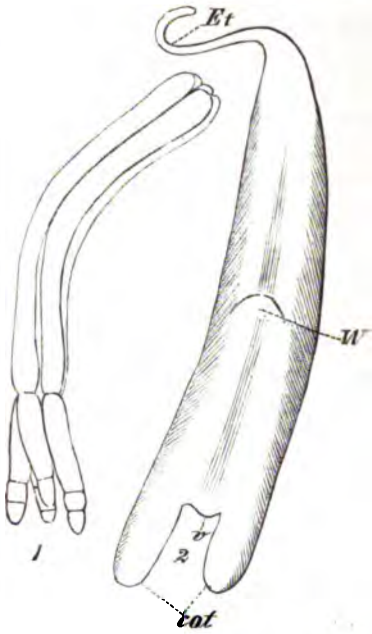


Fig. 19. (B. 340.)

1 Embryoanlage von *Pinus Strobus* (nach HOFMEISTER) am 30. Juni. Sie ist in vier Zellreihen zerfallen, an der Spitze jeder derselben bildet sich eine Embryoanlage. (Vergr. 100). 2 Fast reifer Embryo von *Pinus Pumilio* im Längsschnitt (nach STRASBURGER) Vergr. 27. v Vegetationspunkt der Stammknospe, cot Cotyledonen; W Wurzel, Et Embryoträger.

frei im Protoplasma des Eies vertheilten Zellkernen. Wenn die definitive Anzahl derselben gebildet ist, umgeben sie sich mit Plasmastrahlen, es werden zwischen ihnen Zellwände gebildet, und das ganze Ei ist nun angefüllt von einem Gewebekörper, welcher den Embryo darstellt. In jedem Archegonium wird hier also nur ein Embryo gebildet, der Unterschied der Embryobildung von *Gingko* und der eines Farn ist der, dass bei den letzteren die Kerntheilung immer auch begleitet ist von Zelltheilung, d. h., dass eine Fächerung der befruchteten Eizelle erfolgt, während bei *Gingko* zunächst wie bei *Pinus* u. a. eine freie, nicht von Scheidewandbildung gefolgte Kerntheilung im Ei eintritt, und die so entstandenen Zellen erst später zu Zellbildungscentren werden. Ein eigentlicher Embryoträger kommt bei *Gingko* nicht zur Ausbildung, er wird dadurch angedeutet, dass die dem Archegonienhals zugekehrten Zellen zu kurzen Schläuchen auswachsen. Aehnlich wie bei *Gingko* beginnt die Embryobildung auch bei der *Gnetacee Ephedra*. Der Kern der befruchteten Eizelle theilt sich hier zunächst in zwei freie Tochterkerne, durch fortgesetzte Zweitheilung entstehen vier, dann acht Zellkerne. Nun erst findet Zellbildung um diese freien Kerne statt; sie umgeben sich mit Plasma, das strahlig um sie angeordnet ist, und sich mit einer Zellmembran umkleidet. Die einzelnen so gebildeten Zellen schliessen aber nicht wie bei *Gingko* zu einem Gewebe zusammen, sondern liegen frei in dem unverbrauchten Protoplasma der Eizelle. Jede der freien Keimzellen wächst dann zu einem Schlauche aus, der die Seitenwand des Archegoniums durchbricht, und an seiner Spitze eine kleine, plasmareiche Zelle abgrenzt, aus der der Embryo hervorgeht; von den in Mehrzahl angelegten Embryonen bringt es aber gewöhnlich nur einer zur vollständigen Entwicklung.

Wir finden also bei den Coniferen häufig die eigenthümliche Erscheinung, dass aus einer Eizelle mehrere Embryoanlagen hervorgehen können, indem die nach der Befruchtung im Ei gebildeten Zellen sich isoliren. Es lässt sich dieser Vorgang in allen Fällen als eine Theilung der ursprünglichen Embryonalanlage auffassen, eine Theilung die bei *Ephedra* schon vor sich geht, ehe die im Ei entstandenen Zellen zu einem Zellkörper sich zusammengeschlossen haben, bei den Abietineen auf einem etwas späteren Stadium, während sie in andern Fällen auch ganz unterbleibt. Es ist diese Theilung[1] der Embryonalanlagen um so auffälliger, als sie zur Bildung mehrerer Embryonen trotzdem nicht führt, indem es in den normalen Fällen immer nur eine einzige Embryonalanlage ist, welche die andern verdrängend zur Weiterentwicklung gelangt. Und dies gilt auch für die Fälle, in denen eine weitere Ursache zur Polyembryonie darin gegeben ist, dass mehrere Archegonien eines Prothalliums befruchtet werden. Von den in das Prothallium (»Endosperm«) hinabwachsenden Embryonen bringt es nur einer zur Weiterentwicklung.

Viel weniger different als die Anlage des Embryo ist die Ausbildung desselben. Dieselbe findet überall (mit Ausnahme von *Gingko)* im Prothallium (= Endosperm) statt, in welches die Embryoanlagen durch die Verlängerung der Embryoträger (Suspensoren) hinabgedrängt werden, indem sie gleichzeitig das Gewebe des Prothallium resorbiren. Die junge, noch ungegliederte Keimanlage ist ein Zellkörper, in welchem sich der untere plasmareiche Theil, die Embryoanlage, auffällig von dem obern, dem Embryoträger unterscheidet. Bei

---

[1] Vergleichen liesse sich dieselbe etwa mit dem bei vielen Thallophyten z. B. *Oedogonium* stattfindenden Verhältnisse, dass die Oospore (befruchtete Eizelle) sich in eine Anzahl Schwärmsporen theilt, aus deren jeder eine neue Pflanze hervorgeht.

Thuja beginnt die Differenzirung der Wurzel, wenn der inhaltreiche Theil der Keimanlage annähernd eine Länge von 0,4 Millim. erreicht hat. Sie erfolgt tief im Gewebe des Embryo's, etwa 0,15 Millim. unter dem Scheitel desselben. Die Bildung der Wurzel wird durch perikline Theilungen in einer Lage halbkugelförmig angeordneter Zellen eingeleitet, die allseitig vom Gewebe des Embryo umschlossen sind. Die Wurzel ist demgemäss gleich von Anfang an gegen den Embryoträger hin von zahlreichen Zellschichten bedeckt (Fig. 19, 2 W). Uebrigens sind die Vorgänge, welche die Zellenanordnung bei der Wurzelbildung bedingen noch nicht genau bekannt, auch lässt sich aus den Zeichnungen, die namentlich STRASBURGER darüber veröffentlicht hat, Genaueres nicht entnehmen, es geht aus denselben nur hervor, dass auch im Samen die charakteristische Struktur der Coniferenwurzel zu Stande kommt: ein »Plerom«cylinder umgeben von einem »Periblem«mantel, dessen äusserste Schichten die Wurzelhaube bilden.

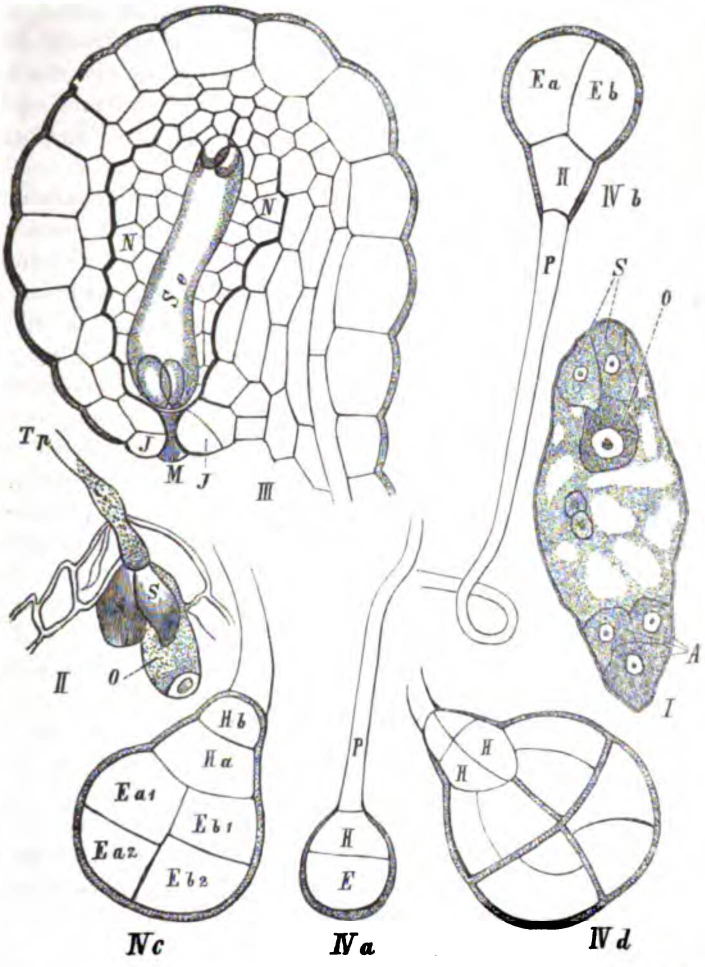


Fig. 20. (B. 341.)

I Embryosack aus der Samenknospe von *Triglochin palustre* (Vergr. 750), vor der Befruchtung. S Synergiden am Mikropyle-Ende des Embryosacks. O die unterhalb derselben inserirte Eizelle, A die drei Gegenfüsslerzellen (Antipoden) am andern Ende des Embryosacks, in der Mitte des Embryosacks zwei später zum Embryosackkern verschmelzende Zellkerne. II Befruchtung von *Funkia ovata* (Mikropyletheil des Embryosackes) Tp Pollenschlauch, O Eizelle. III. Optischer Längsschnitt durch die Samenknospe vom *Orobanche Hederae*, Se Embryosack in welchem von den je drei Zellen des Eiapparates und der Gegenfüsslerzellen nur zwei zu sehen sind. IV a bis IV d Embryoentwicklung von *Orobanche Hederae*, P Embryoträger, H Hypophyse, E erste Embryozelle, deren Theilungen mit Ea 1, Eb 1 u. s. w. bezeichnet sind. I nach FISCHER, II nach STRASRBUGER, III und IV nach KOCH.

Als interessanter Specialfall möge hier noch die Thatsache erwähnt sein, dass, wie STRASBURGER nachgewiesen hat, bei *Cephalotaxus Fortunei* und *Araucaria* *brasiliensis* der Scheitel der Embryoanlage nicht zum Vegetationspunkte des Embryo wird, der letztere bildet sich vielmehr im Innern der Keimanlage, während der nur als Bohr- und Schutzorgan dienende ursprüngliche Scheitel abgeworfen wird.

Ein eigenthümliches, dem »Fuss« der Farnembryonen vergleichbares Saugorgan besitzen die Embryonen von *Gnetum Gnemon*[1]) und *Welwitschia mirabilis*. Es entwickelt sich während der Keimung als Auswuchs des hypokotylen Gliedes, und bleibt mit dem Endosperm in Berührung, während der grösste Theil des Embryo's aus demselben hervortritt, es erfüllt dieses Saugorgan schliesslich die ganze Endospermhöhle.

Lässt sich nach dem eben Gesagten für die Gymnospermen ein einheitlicher Typus für die Embryoentwicklung nicht nachweisen, so ist dies noch viel weniger für die Angiospermen der Fall. Es liegt hier bekanntlich die Eizelle nebst den beiden »Gehilfinnen« im vorderen, der Mikropyle zugekehrten Ende des Embryosackes (vergl. Fig. 20 I u. III), in welchem erst nach der Befruchtung die Endospermbildung beginnt. Was die Ausbildung des Embryo's betrifft, so war bis zu HANSTEIN's Untersuchung über »Die Entwicklung[2]) des Keimes der Monokotylen und Dikotylen« nur den ersten Stadien desselben das Interesse zugewandt. Vor Allem war es HOFMEISTER, welcher an einer grossen Anzahl von Pflanzen den Befruchtungsvorgang untersuchte, und die Unrichtigkeit der SCHLEIDEN-SCHACHT'schen Befruchtungstheorie, wonach der Embryo von dem in den Embryosack eingedrungenen Pollenschlauche gebildet werden sollte, nachwies. Die späteren Stadien der Embryoentwicklung, die Zelltheilungsfolge in demselben und ihre Beziehungen zu den Organanlagen wurden dabei höchstens gelegentlich, und dann meist nicht sehr exakt in Betracht gezogen. Dies geschah durch die erwähnte HANSTEIN'sche Arbeit die vor Allem das Ziel verfolgte, die Theorie vom Vorhandensein dreier gesonderter Meristemschichten im Vegetationspunkte der Samenpflanzen, des Dermatogens, Periblems, Pleroms auch an der Embryoentwicklung zu konstatiren, zu prüfen, wann eine Sonderung dieser Meristeme eintrete, und den vollständigen Zellenaufbau zunächst für die dikotylen und monokotylen Embryonen von der Theilung der Embryomutterzelle an Schritt für Schritt bis zur Fertigstellung ihrer Gliederung zu verfolgen (a. a. O. pag. 2). Die Untersuchung ergab einen Entwicklungsgang, der für Monokotylen und Dikotylen nicht ganz gleich, innerhalb jeder dieser beiden Abtheilungen aber doch im Wesentlichen constant erschien. Es bildet sich aus der befruchteten Eizelle zunächst ein »Vorkeim«.[3]) Eine oder zwei Endzellen desselben sind die Mutterzellen des Embryo, ihnen schliesst sich noch eine unter ihnen gelegene Zelle des Vorkeim's an, welche in der HANSTEIN'schen Embryologie eine grosse Rolle spielt, die Hypophyse. Der Embryo gestaltet sich zunächst zu einer Zellkugel, scheidet ein geschlossenes Hautgewebe ab und differenzirt dann in seinem Innern die verschiedenen Meristeme. Im oberen Theil des Embryo entstehen die Kotyledonen und die Stammknospe, im untern (der Mikropyle zugewandten) die Wurzelanlage. »Alles dies wird bei den

---

[1]) BOWER, the germination and embryology of Gnetum Gnemon. Quart. Journal micr. soc. Vol. XXII, 1882; Derselbe, on the germination and histology of the seedling of Welwitschia mirabilis. Quarterly journal etc., Vol. XXI 1882.

[2]) HANSTEIN, botan. Abhandl., I Bd.

[3]) Soll dieser Ausdruck einen bestimmten Sinn haben, so kann er nur für den noch nicht in Embryokörper und Embryoträger gegliederten Embryo gebraucht werden; einige Schriftsteller wenden den Ausdruck auch auf den Embryoträger an.

Dikotylen durch planmässig aufeinanderfolgende Zelltheilungen ausgeführt, welche ohne jeden Umweg, Zug für Zug scharf auf die innere und äussere Ausgestaltung loszielen. Bei den Monokotylen dagegen finden sich die Sonderschichten erst nach und nach aus grösseren nicht planmässig angelegten Zellhaufen durch wiederholte Theilungen zusammen, welche unregelmässig und allmählich aus indifferenten Richtungen in solche übergehen, die zum Ziele führen (a. a. O. pag. 69). Es mag hier gleich bemerkt sein, dass die dieser Aeusserung zu Grunde liegende Anschauung sich nicht bestätigt hat: auch das im Embryo auftretende Zellgerüste ist stets in bestimmter Beziehung zur äusseren Form, d. h. zum Gesammtwachsthum des Embryo und variirt also mit dem letzteren sehr bedeutend, so sehr, dass, wie unten näher darzulegen sein wird, eine bestimmte Regel für den Zellenaufbau des Embryo's überhaupt nicht gegeben werden kann. Ehe wir dazu übergehen, sind aber zunächst die beiden, vielerörten Hanstein'schen Typen: *Capsella bursa pastoris* für die Dikotylen, *Alisma Plantago* für die Monokotylen in ihrer Entwicklung näher darzustellen, da an sie als Vergleichsobjekte die embryologischen Untersuchungen wohl noch länger anknüpfen werden.

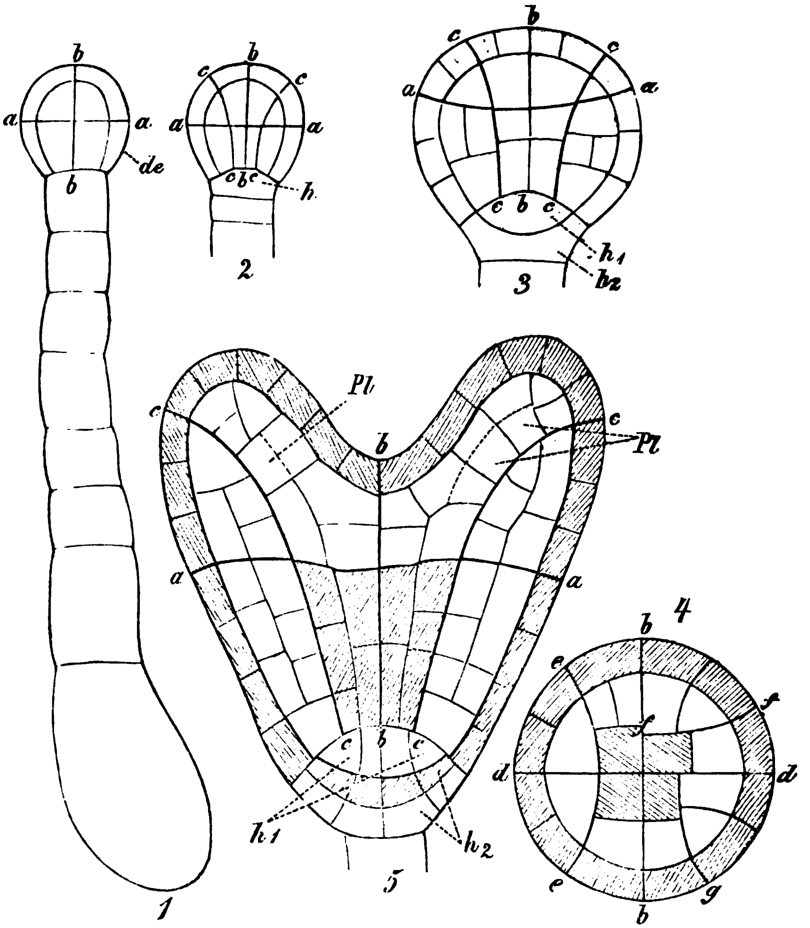
Die befruchtete Eizelle von *Capsella*[1]) streckt sich zunächst zu einem ziemlich langen Schlauche, der in seinem oberen, der Mikropyle abgekehrten Ende durch eine Anzahl von Querwänden abgetheilt wird. Aus der Endzelle dieser Zellreihe (des Vorkeims) geht der Embryo der Hauptsache nach hervor. Hanstein unterscheidet drei Stadien der Embryoentwicklung. Im ersten Stadium bildet sich der Embryo zur Kugelform um, ohne äussere Gliederung, während innen die verschiedenen Meristemschichten (Dermatogen, Periblem, Plerom) sich schon von einander gesondert haben. Im zweiten Stadium gliedert der Embryo sich in Wurzel, Stammtheil und Cotyledonen und im dritten wächst er in allen Theilen zur Keimreife heran. — Die Annahme der Kugelform seitens der Endzelle des Vorkeims ist nun mit der bei dieser Umfangsform gewöhnlichen Zelltheilung verknüpft, d. h. die Endzelle zerfällt in acht Kugeloctanten. Durch perikline Wände wird nun schon auf diesem Stadium die Anlage der Epidermis (»Dermatogen«) abgegrenzt, d. h. diejenigen Zellen, die sich von jetzt ab nur noch durch Antiklinen theilen, also von nun an eine einfache die Embryoanlage umgebende und ihrem Wachsthum folgende Zellschicht bilden. Durch die erste, in der Embryoanlage auftretende Querwand wird derselbe nach Hanstein, Famintzin u. A. in zwei Theile, einen »kotylischen«, aus dem die Stammknospe und die Kotyledonen und einen hypokotylischen, aus dem das hypokotyle Glied und die Wurzel hervorgehen. Einen zwingenden Grund zu dieser Annahme, welche auch dem Schema Fig. 20, IV a, zu Grunde gelegt ist, vermag ich weder in Hanstein's noch in Famintzin's Zeichnungen aufzufinden, doch ist ja die Thatsache an und für sich durchaus nicht unwahrscheinlich. Jedenfalls ist sie aber auch nicht von grosser Bedeutung, denn bei vielen andern Embryonen findet eine solche Sonderung in der That nicht statt.

Es hätte keinen Zweck, den Leser mit der Schilderung der weiterhin eintretenden Zelltheilungsfolgen (soweit sie bekannt sind) zu langweilen. Denn in der That bieten diese Zelltheilungen nichts dar, was man an ähnlich geformten anderen Organen nicht auch finden könnte. Der Querschnitt Fig. 21, 4, gilt z. B. auch vollständig für das Zellnetz, welches ein Querschnitt durch ein Sphacelarienstämmchen oder ein

---

[1]) Vergl. Hanstein a. a. O. pag. 5; Westermaier, Flora, 1876, No. 31—33; Famintzin, Embryologische Studien (Mém. de l'Acad. imp. des sc. de St. Petersb. VIIe sér. T. XXVI, No. 6o).

Moossporogonium liefert. Die Reihenfolge der Wände ist aus dem optischen Querschnitt Fig. 21, 4, zu ersehen: die stärker ausgezogenen sind die älteren; die schwächeren treten später auf. Es existiren um diese Zeit also dreierlei Zell-



(B. 842.) Fig. 21.

Embryoentwicklung von *Capsella bursa pastoris* in schematischer Darstellung (mit Zugrundelegung von Zeichnungen HANSTEIN's und FAMINTZIN's). 1 Embryo mit langem Embryoträger, die Endzelle bildet den Hauptheil der Embryoanlage, sie hat sich in acht Kugeloctanten getheilt, a a, b b, die beiden sichtbaren Octantenwände. Durch Periklinen ist die Anlage des Dermatogen's gebildet. Die Zelle b giebt später die »Hypophyse« ab. Fig. 2 etwas ältere Embryoanlage (hier wie in den folgenden Figuren ist der Embryoträger nicht mehr gezeichnet), h die Hypophyse, c c zwei Antiklinien. 3 Weiteres Stadium, die »Hypophyse« hat sich in die Zelle h_1 und h_2 getheilt. Fig. 4 opt. Querschnitt durch die untere Hälfte eines etwa auf dem Entwicklungsstadium wie der in Fig. 3 abgebildet stehenden Embryo's. Dermatogen und Plerom sind schraffirt. Ebenso in Fig. 5, Längsschnitt durch einen Embryo, aus welchem die Kotyledonen und die Hauptwurzel angelegt sind. Pl das Plerom der Kotyledonen. Die Bezifferung der Wände ist in allen Figuren dieselbe, um die Veränderungen derselben zu zeigen; ihre Lage ist in der Natur durch Brechungen verdeckt.

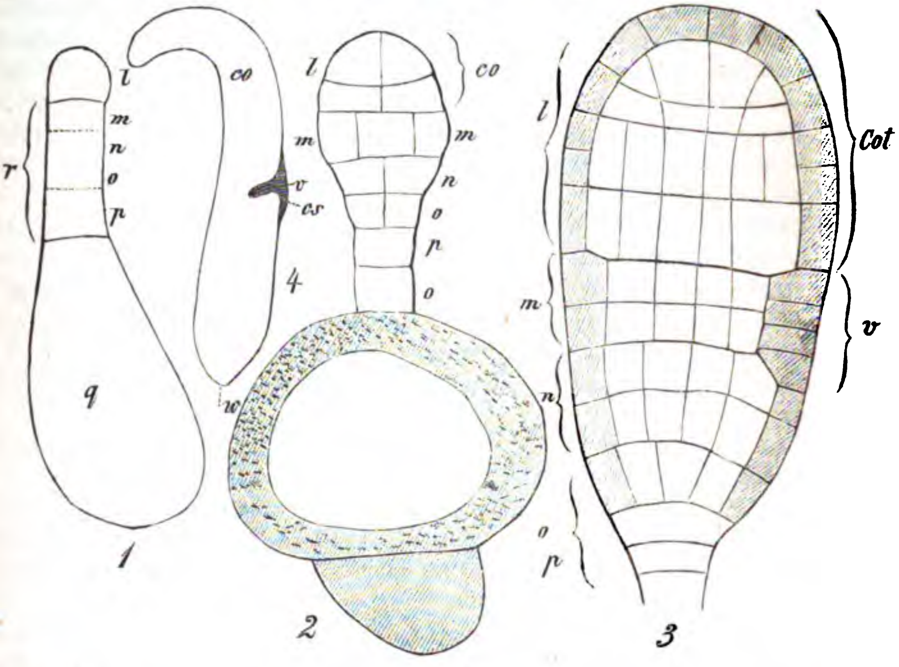
komplexe: ein innerer, aus dem die Anlagen der Gefässbündel sich später differenziren, das »Plerom« ein mittlerer, das »Periblem« und eine äussere Zellschicht, das »Dermatogen.« Diese drei »Meristeme« sind auch im optischen Längsschnitt (Fig. 21, 5) deutlich erkennbar und nach den vorliegenden Angaben, namentlich denen FAMINTZIN's von Anfang an deutlich von einander gesondert. Wir legen aber auf diesen Umstand kein grosses Gewicht, einmal desshalb, weil nach dem oben (pag. 140) Mitgetheilten eine solche Sonderung in anderen Fällen im Sprossvegetationspunkt sich nicht findet, und zweitens darum, weil das »Plerom« der Kotyledonen wie die Fig. 21, 5, zeigt, nicht abstammt von dem des hypokotylen Gliedes, sondern ein sekundäres Differenzirungsprodukt innerhalb der Kotyledonenanlagen ist, es spalten sich die unter dem »Dermatogen« liegenden Zellen der Kolyledonenanlagen in »Periblem« und Pleromzellen, welche sich natürlich an die entsprechenden Meristeme des hypokotylen Gliedes ansetzen. Es wird diese Spaltung in der schematischen Figur 21, 5, durch die punktirten Linien angedeutet. Es zeigt diese Entstehung, dass zwischen Periblem und Plerom keineswegs von Anfang an eine scharfe Differenz vorhanden ist.

Die äusseren Veränderungen, welche der Embryo bis zur Anlage der Kotyledonen erfährt sind einfache. Sein anfangs halbkugelig gewölbter Scheitel flacht sich ab, später sprossen seitlich von der Mittellinie die beiden Kotyledonen hervor, wodurch der Embryo dann eine herzförmige Gestalt annimmt. Der Scheitel des Embryo's selbst, also der Stammvegetationspunkt tritt als gesonderter Hügel zwischen den Kotyledonen nicht hervor, es geschieht dies erst später bei der Keimung.

Unterdessen sind aber auch am unteren, dem Embryoträger angrenzenden Ende des Embryo's charakteristische Veränderungen vor sich gegangen. Kehren wir zu der durch Fig. 21, 1, repräsentirten Stufe zurück, so grenzt dem Embryo eine mit b bezeichnete Zelle an, die in den Aufbau desselben später mit eintritt. Sie theilt sich durch eine Querwand, die obere der beiden so entstandenen Zellen (h, Fig. 21, 2) wird von HANSTEIN als Hypophyse bezeichnet.

Sie erscheint als Abschluss des Embryo's nach unten hin, dadurch, dass beim weiteren Wachsthum desselben die unterste Querwand des Embryo uhrglasförmig gewölbt wird: eine Erscheinung, welche, wie SACHS gezeigt hat, bei zahlreichen kugeligen Organen z. B. den Antheridien der Characeen, vielen Haaren etc. sich findet, und die daraus resultirt, dass der rechtwinkelige Ansatz an die Aussenwand des Embryo's auch bei der stärkeren Wölbung der ersteren beibehalten wird. Die »Hypophyse« (eine wie die weitere Forschung gezeigt hat, mit Unrecht als ein charakteristischer Bestandtheil angesehene und benannte Zelle) zerfällt durch eine Antikline (Fig. 21, 3) in zwei übereinanderliegende Zellen (h u. h1) die beide zunächst durch Längswände gespalten werden. Die obere der beiden Zellen bildet den »Periblemabschluss« des Wurzelkörpers, die untere die Anlage der Wurzelhaube, welche sich an das Dermatogen anschliesst. Die weiteren Schichten der Wurzelhaube gehen aus der Spaltung der in Fig. 21, 5 schattirten Zellschicht hervor, so dass die Wurzelhaube hier als eine »Wucherung des Dermatogens« bezeichnet werden kann. Es bleibt der Vegetationspunkt der Wurzel überzogen von einer Zellschicht, die wie eine Korkcambiumschicht sich wiederholt in zwei Schichten spaltet: eine äussere, Wurzelhaubenschicht und eine innere, dem Wurzelkörper angrenzende, die denselben Vorgang wiederholt.

Vergleichen wir mit diesem für die Embryoentwicklung der Dikotylen gegebenen Beispiel das für die Monokotylen aufzustellende, *Alisma Plantago* entnommene, so ergeben sich nicht unwichtige Differenzen. Vor Allem in der Organanlage. Der Kotyledon der Monokotylen ist (mit Ausnahme der unten zu erwähnenden Fälle) keine seitliche Bildung am Embryo, sondern wird gebildet durch dessen Endstück, ist also apikal, der Stammvegetationspunkt dagegen wird seitlich angelegt. Die Zelltheilungsfolgen sind ebenfalls etwas anders, namentlich findet die Abscheidung des »Dermatogens« erst später statt. Es betheiligen sich am Aufbau des Embryo's wenn wir von dem dreizelligen Stadium (Fig. 22, 1) ausgehen, die Zellen l und r, aus l geht der Cotyledon, aus r Theile des Embryo's und Embryoträgers hervor, wie eine Vergleichung der Figuren zeigen mag. In Fig. 21, 2, besteht der Embryo aus einer Anzahl theilweise durch Längswände getheilter Querscheiben, das Dermatogen wird erst später gebildet. Die weiteren Theilungen, die sich theilweise wenigstens ebenfalls aus den Figuren ergeben, mögen hier nicht berührt werden. Famintzin findet auch hier von Anfang an eine scharfe Sonderung der drei Meristeme. Auf einem mittleren Entwicklungsstadium, wie das in Fig. 21, 3 repräsentirte, besteht der Embryo aus einem ovoïden Körper. Das obere Stück desselben wächst zum Cotyledon aus, an dem mittleren Stück befindet sich seitlich rechts eine kleine Einbuchtung, welche die Lage des Stammvegetationspunktes bezeichnet, das untere Stück liefert das hypokotyle Glied und die Wurzel. Die dem Embryo angrenzende Hypophysenzelle liefert nach Hanstein in ähnlicher Weise wie bei *Capsella* den Wurzelabschluss.[1])



(B. 343.) Fig. 22.

Embryoentwicklung von *Alisma Plantago* schematisirt nach Hanstein und Famintzin. 1 Ein dreizelliger Embryo, bestehend aus den Zellen q, r, l. Die beiden oberen betheiligen sich am Aufbau des Embryo's, r auch an dem des Embryoträgers. 2 Aelterer Embryo, Dermatogen noch nicht abgeschieden, co Stück aus welchem der Kotyledon, m dasjenige, aus welchem die Stammknospe hervorgeht. Die unteren Zellen des Embryoträgers sind sehr angeschwollen. 3 Längsschnitt eines Embryos, an welchem Kotyledon (Cot) und Stammknospe (v) angelegt sind. Fig. 4 reifer Embryo, der Kotyledon ist terminal, cs die Kotyledonarscheide, die Stammknospe v liegt in der seitlichen Einbuchtung. w Hauptwurzel.

---

[1]) Nach Hegelmaier (Bot. Zeit. 1874) sollen bei verschiedenen Monokotylen (*Sparganium, Triticum, Pistia* etc.) auch die dem Kotyledon folgenden Blätter »relativ terminal« sein, d. h.

Die beiden hier geschilderten Beispiele wurden hervorgehoben, weil sie zu den übersichtlichen und bestuntersuchten gehören, und das für sie Festgestellte der Hauptsache nach auch in der That noch für eine grössere Anzahl anderer Pflanzen gilt. Sie sind aber weit davon entfernt, als allgemein gültige Schemata für die Embryoentwicklung der Mono- und Dikotyledonen gelten zu können, wofür sie zu halten man wenigstens eine Zeit lang geneigt war. Vielmehr haben ausgedehntere Untersuchungen, namentlich die Hegelmaier's ergeben, dass in fast allen der oben kurz geschilderten Differenzirungsvorgänge bei andern Formen Abweichungen vorkommen. Was zunächst die uns hier vorzugsweise interessirende Art der Organanlegung betrifft, so wurde als Unterschied zwischen Mono- und Dikotylen hervorgehoben, dass bei ersteren der Kotyledon scheitelständig-terminal ist, während die beiden Kotyledonen der letzteren seitlich am oberen Ende des Embryo's hervorsprossen, wenn sie auch oft, wie bei *Capsella* den oberen Theil des Embryo's so sehr in Anspruch nehmen, dass die Stammknospe zwischen ihnen als gesonderter Höcker nicht erkennbar ist. Allein, wie Solms-Laubach[1]) gezeigt hat, giebt es auch monokotyle Embryonen, bei welchen der Kotyledon nicht terminal, sondern als seitliche Bildung am Embryo auftritt. Dies ist der Fall bei den Dioscoreaceen und einigen (vielleicht allen) Commelyneen. Der Stammvegetationspunkt nimmt wie bei den Dikotylen hier ursprünglich das Ende des Embryos ein, und wird erst später durch die Entwicklung des unterhalb resp. seitlich vom Stammvegetationspunkt entstehenden Cotyledon in seitenständige Lage gerückt. Es giebt übrigens auch Dikotylen, deren Embryo nur einen einzigen Kotyledon besitzt. So *Carum Bulbocastanum*, *Ranunculus Ficaria* u. a. Eine Annäherung an die Kotyledonarbildung der Monokotylen findet hier indess nicht statt, denn wie Hegelmaier[2]) nachwies, kommt die »pseudomonokotyle« Form des Embryo's der erstgenannten Pflanze durch (nicht ganz vollständige) Verkümmerung des einen Keimblattes bei gewöhnlicher seitlicher Anlage des andern zu Stande. Der eine Kotyledon wird seitlich angelegt, rückt aber allmählich mehr und mehr in anscheinend terminale Stellung ein. Das Rudiment des zweiten Kotyledon tritt viel später auf und bleibt sehr klein, einmal aber fand Hegelmaier auch einen mit zwei Keimblättern versehenen Embryo. Einen ähnlichen Vorgang dürfen wir wohl auch für *Ranunculus Ficaria* annehmen, umsomehr als man zahlreiche Fälle kennt, in welchen zwar zwei Kotyledonen vorhanden sind, aber der eine bedeutend kleiner ist als der andere. So bei *Trapa natans*,[3]) wo der eine Kotyledon klein und kaum sichtbar, der andere

---

ein gesonderter Stengelvegetationspunkt aus dem sie entspringen, noch nicht vorhanden sein, der letztere vielmehr bei *Triticum* (pag. 662 a. a. O.) an dem ersten Knospenblatt als Protuberanz aus dem dem Kotyledon zugekehrten Theile entstehen. Ich sehe eine Nöthigung zu einer solchen Annahme um so weniger ein, als auch bei Dikotylen der Vegetationspunkt zwischen den Kotyledonen anfangs nicht gesondert hervortritt, obwohl er der Anlage nach unzweifelhaft vorhanden ist, indem eine bestimmte Zellgruppe (oder auch eine einzige Zelle) Vegetationspunktcharakter besitzt. Dasselbe nehme ich für eine analoge Angabe Kienitz-Gerloff's für *Isoëtes lacustris* an. Bei *Pistia* ergiebt sich aus Kubin's Untersuchungen das Vorhandensein des Stengelvegetationspunktes ohnedies, die Figuren desselben (Taf. 3 Fig. 8, 9, 10 d. Hanstein, Bot. Abhandl., III. Bd.) sind übrigens nicht gerade sehr klar, was übrigens für die Darstellung der meisten Zellnetze älterer, Durchschnitte erfordernder, Embryonen gilt.

[1]) H. Graf zu Solms-Laubach über monokotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt. Bot. Zeit. 1878. pag. 65 ff.

[2]) Vergleichende Untersuchungen. pag. 138 ff.

[3]) Decandolle, physiologie végétale. T. II. pag. 838.

gross und mit Reservestoffen angefüllt, bei *Cyclamen persicum, Citrus Aurantium, Abronia umbellata* u. a.[1]) DARWIN macht darauf aufmerksam, dass eine solche Ungleichheit der Kotyledonen sich da zu finden pflege, wo das hypokotyle Glied oder die Wurzel des Embryo's knollenförmig verdickt sind, dass also mit andern Worten hier eine Correlation zwischen dem Kleinbleiben des Kotyledon und dem Anschwellen der genannten Organe stattfinde. Wenn aber DARWIN vermuthet, der Vorgang sei der gewesen, dass das hypokotyle Glied (oder die Wurzel), »*first became from some cause thickened — in several instances apparently in correlation with the fleshy nature of the mature plant — so as to contain a store of nutriment sufficient for the seedling, and then that one or both cotyledons from being superfluous, decreased in size*« — (a. a. O. pag. 97 u. 98), so findet diese Ansicht wenigstens für *Carum Bulbocastanum*, dem einzigen genauer untersuchten Falle, in der Entwicklungsgeschichte, keine Stütze, sondern Widerlegung, denn die Verkümmerung des einen Kotyledons, der nach dem obigen sogar (wie viele verkümmernde Organe) verspätet auftritt, erfolgt zu einer Zeit, wo weder hypokotyles Glied noch Wurzel irgend welche nennenswerthe Ausbildung erfahren haben, also auch nicht hemmend auf die Entwicklung des einen Kotyledon einwirken können, Will man an dem Vorhandensein der genannten Correlation festhalten, so ist dieselbe also so zu fassen, dass die Verkümmerung des Kotyledon als Ursache der knolligen Verdickung der Wurzel anzusehen ist.[2]) Dass, bezüglich der angenommenen Wechselverhältnisse bei nahe verwandten Pflanzen keine Uebereinstimmung herrscht (was bei Correlationsverhältnissen übrigens häufig der Fall ist), das zeigt z. B. *Chaerophyllum bulbosum*, das seine Wurzel ebenfalls knollig verdickt, aber zwei wohlausgebildete Kotyledonen besitzt.

Auch die Wurzelbildung verläuft nicht immer in der geschilderten Weise mittelst der Bildung einer »Hypophyse.« Schon desshalb, weil in nicht seltenen Fällen ein Embryoträger und somit eine Hypophyse überhaupt gar nicht existirt, sondern die Eizelle in ihrer Totalität, wie bei den Farnen zur Embryobildung verwendet wird. So unter den Monokotylen bei *Pistia Stratiotes*[3]), *Listera ovata, Epipactis palustris, Cypripedium spectabile*[4]), *Tinnantia* und *Heterachtia*[5]), unter den Dikotylen *Corydalis cava*[6]). Die Thatsache, dass eine der oben erwähnten Species nahestehende andere Art derselben Gattung *(Coryd. ochroleuca)* einen Embryoträger besitzt, zeigt, wie wenig constant der Besitz eines solchen innerhalb ein und derselben Gattung ist. Und dass auch innerhalb einer grösseren Familie

---

[1]) Betreffs der letztgenannten Pflanzen s. DARWIN, the power of movements in plants pag. 78 und 95. Ueber Cyclamen: GRESSNER, Zur Keimungsgeschichte von Cyclamen, Botan. Zeit. 1874, pag. 837. — Der zweite Kotyledon ist hier im Samen nur der Anlage nach vorhanden, bei der Keimung erst entwickelt er sich zum zweiten grünen Blatt der Pflanze. — Dasselbe ist auch bei *Abronia umbellata* der Fall (IRMISCH, Flora 1856, pag. 692). Es liegt also bei diesen Pflanzen nur eine interessante zeitweilige Hemmung des einen Kotyledon vor.

[2]) Die Keimung von *Carum Bulbocastanum* hat IRMISCH geschildert; Beiträge zur vergl. Morphol. der Pflanzen II. *Carum Bulbocastanum* und *Chaerophyllum bulbosum* nach ihrer Keimung. — Uebrigens wird noch für eine Anzahl anderer Pflanzen »monokotyle Keimung« angegeben, ohne dass der Vorgang näher untersucht wäre, so z. B. *Berardia subacaulis*, *Centaurea Kerneriana*, *Synclesis aconitifolia*. Vergl. Bot. Zeit. 1878, pag. 367.

[3]) HEGELMAIER, Bot. Zeitung 1874, pag. 631. KUBIN, die Entwicklung von *Pistia Stratiotes* in HANSTEIN, Botan. Abhandl., 3. Bd.

[4]) TREUB, Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées, 1879.

[5]) SOLMS, a. a. O.

[6]) HEGELMAIER, a. a. O. pag. 113 ff.

Schwankungen vorkommen, zeigen z. B. die Leguminosen, über deren Embryoentwicklung neuerdings ausführliche Daten vorliegen.[1]) Die befruchtete Eizelle theilt sich, wie dies die Regel ist, zunächst durch eine Querwand. Die untere (dem Embryosack angeheftete) der beiden Zellen wird entweder zum Embryoträger oder zur Embryobildung mit verwendet. Letzteres ist der Fall bei den Mimoseen und einigen Hedysareen, die sich also den oben genannten Beispielen anschliessen. Auch bei denjenigen, die einen Embryoträger besitzen, ist er sehr verschieden ausgebildet. Bei einigen Gattungen besteht er nur aus drei oder vier über einander stehenden Zellen[1]) (z. B. *Soja, Trifolium)*, bei den Vicieen aus zwei Paaren gekreuzter Zellen, von denen die am Scheitel gelegenen eine beträchtliche Länge erreichen und vielkernig werden;[2]) *Ononis* besitzt als Embryoträger eine Zellreihe von variabler Zahl, also ähnlich wie *Capsella; Lupinus* und *Cicer* Zellpaare in grösserer oder geringerer Zahl, wobei einige *Lupinus*-Arten die Eigenthümlichkeit zeigen, dass sich die Zellen des Embryoträgers schon frühe von einander trennen, so dass der Embryo dann frei an einem von der Mikropyle entfernten Ort im Embryosacke liegt[2]); bei *Medicago, Trigonella, Phaseolus* u. a. ist der Embryoträger ein vom Embryo entweder scharf abgesetzter oder in ihn übergehender Zellkörper *(Phaseolus)*, der bei *Cercis, Anthyllis, Cytisus* u. a. eine ovoïde oder abgerundete Form besitzt. Die Form eines vom Embryo nicht scharf abgesetzten Zellkörpers besitzt der Embryoträger z. B. auch bei *Geranium* (Hegelmaier, Vergl. Unters.). Die Differenzirung der Wurzel geht hier also in einem vielzelligen Gewebekomplex, nicht einer ursprünglich einzelligen »Hypophyse« vor sich, und es ist klar, dass dieser Vorgang dabei einen anderen Habitus bieten wird.

Auch der Ursprung des Embryo's aus zwei (Embryomutterzelle und Hypophyse) oder mehr (meist drei) Zellen ist für die Dikotyledonen nicht constant. Die untersuchten Cruciferen[4]) folgen zwar dem Schema von *Capsella*, allein in andern Familien z. B. den Papaveraceen finden Differenzen statt. Ebensolche Differenzen finden statt in Bezug auf den Zeitpunkt der Abscheidung des Dermatogens und der Zellenanordnung. Diese letztere richtet sich nach dem Gesammtwachsthum und dies ist, wie ein Ueberblick über die untersuchten Fälle zeigt, ein recht verschiedenes, und das auch innerhalb ein und derselben Familie. Wir wissen im Grunde nicht viel mehr, als vor dem Beginn der mühsamen Untersuchungsreihen, nämlich dass ein Stück des Embryo, welches der Mikropyle zugekehrt ist, zur Wurzel wird, die Kotyledonen bei den Dikotylen seitliche Sprossungen des Embryo sind, während bei den Monokotylen der Kotyledon (aber nicht immer), apikal ist.

Einige der bis jetzt bekannten Abweichungen mögen auch hier erwähnt werden, namentlich insoweit sie in Beziehung zu biologischen Verhältnissen stehen. Es sind namentlich einige Wasserpflanzen und die Parasiten resp. manche Humusbewohner welche Abweichungen zeigen. Unter den ersteren zeichnet *Utricularia,*[1] eine in erwachsenem Zustand gänzlich wurzellose, im Wasser schwimmende Pflanze sich dadurch aus, dass auch im Embryo eine Wurzel nicht angelegt wird. Diese dikotyle Gattung verhält sich also in dieser Beziehung ebenso wie die schwimmende Farngattung *Salvinia,* deren Embryo eine Wurzelanlage ebenfalls nicht besitzt. Dagegen besitzt der Embryo eine grössere Anzahl (11—13) spiralig angeordnete Blattanlagen an seinem Vegetationspunkt, von denen eine sich zu einer Blase (vergl. deren Entwicklung in dem Abschnitt über Blattentwicklung) gestaltet, die andern in die meist einfach (unverzweigt bleibenden) primären Blätter auswachsen. Als Kotyledonen kann man dieselben aber nicht bezeichnen — solche sind am *Utricularia*-Embryo überhaupt nicht vorhanden.[2])

---

[1]) Guignard, recherches d'embryogénie vegétale comparée ser. méme Légumineuses. Ann. d. scienc. nat. Botan. VIe sér. t. 12. 1882.

[2]) Vergl. Hegelmaier, Ueber aus mehrkernigen Zellen aufgebaute Dikotyledonen-Keimträger. Bot. Zeit. 1880, pag. 497 ff.

[3]) Strasburger, Bemerkungen über vielkernige Zellen und die Embryogenie von *Lupinus*, Botan. Zeit. 1880; Hegelmaier, zur Embryogenie und Endospermentwicklung von *Lupinus*. Ibid., pag. 68 ff.

[4]) Vergl. Kny, Bot. Wandtafeln *(Brassica)*; Prazmowski *(Camelina sativa)* in Lürssen, medicin. pharmaceut. Bot. — Die dort gegebenen Zeichnungen sind durch die starken Brechungen äusserst uninstruktiv.

Auch der Embryo einer monokotylen, im fertigen Zustand wurzelnden Pflanze der *Ruppia rostellata*[3]) legt eine Hauptwurzel nicht an, frühzeitig dagegen eine Nebenwurzel und zwar entsteht diese nach WILLE exogen, am Grunde der Kotyledonarscheide. Die Hauptwurzel wird nur durch einige Zelltheilungen angedeutet.

Einige andere Embryonen weichen durch die Entwicklung ihres Embryoträgers ab. Bei den Coniferen und Selaginellen hat der Embryoträger jedenfalls vor Allem die Aufgabe durch seine Verlängerung den Embryo in das mit Reservestoffen erfüllte Prothalliumgewebe zu bringen,[4]) das vom heranwachsenden Embryo grösstentheils resorbirt wird. Bei Monokotylen und Dikotylen hat die beträchtliche Verlängerung des Embryoträgers wahrscheinlich vielfach denselben Zweck, ausserdem aber geschieht, wie es scheint, die Aufnahme gelöster Stoffe oft gerade durch die Zellen des Embryoträgers, während die des Embryo selbst früh schon eine Cuticula besitzen, welche die Aufnahme gelöster Stoffe durch die Oberfläche des Embryos selbst erschwert. Man findet den jungen Embryo denn auch stets umgeben von einem, oft recht dichten Protoplasmaballen, von dem aus die Ernährung des Embryos erfolgt, während der Embryosack selbst durch Resorption des Nucellusgewebes sich das in demselben vorhandene Nährmaterial aneignet. Diese noch genauer zu untersuchende Funktion des Embryoträgers wird unterstützt durch möglichst grosse Oberflächenentwicklung desselben. Eine solche finden wir schon in der riesig angeschwollenen Embryoträgerzelle von *Alisma Plantago*, auffallend ferner bei *Galium*-Arten,[1]) wo die Zellen des Embryoträgers anschwellen und derselbe in Folge davon ein traubiges Ansehn erhält. Bekannt ist ferner das eigenthümliche Verhalten von *Tropaeolum*[2]). Endosperm wird hier im Embryosacke nicht, oder höchstens andeutungsweise gebildet, man findet den jungen Embryo auf einem langen Embryoträger frei in der Höhle des Embryosacks. Der Embryoträger bildet an seinem oberen Ende zwei Auswüchse, welche beide den Embryosack und die Mikropyle durchbrechen. Der eine steigt seitlich dicht an der Aussenfläche der Samenknospe zwischen dieser und der Fruchtknotenwand herab, und erreicht eine beträchtliche Länge, der andere aber bohrt sich in das Gewebe der Placenta ein und nimmt aus derselben zweifelsohne Nährmaterial auf, das dem Embryo zugeführt wird. Der andere lange Schenkel aber dient wohl, wie Hegelmaier vermuthet, dazu, den Embryo in der Embryosackhöhle zu fixiren, bildet also gewissermaassen eine Verankerung des Embryos, wozu die beträchtliche Länge dieses Schenkels freilich nicht nöthig wäre. Wenn der Embryo eine gewisse Grösse erreicht hat sterben beide Schenkel ab.

---

[1]) WARMING, Bidrag til Kundsskben om Lentibulariaceae, Videnskab. Meddels. 1874; KAMIENSKI, Vergl. Unters. über die Entwicklungsgesch. der Utricul. Bot. Zeit. 1877, pag. 761.

[2]) Der Vegetationspunkt des Embryo's stellt nach KAMIÉNSKI sein Wachsthum früh ein, und der Hauptspross geht aus einer Anlage hervor, die nach dem genannten, mir etwas unklaren Aufsatz denselben »morphologischen Werth« wie die primären Blätter haben soll. Das ist aber eine contradictio in adjecto, es ist einfach widersinnig einen *Utricularia*-Spross als ein Blatt zu bezeichnen, wenn der letztere Ausdruck irgend welchen festen Sinn haben soll. Zudem ist nach Fig. 13 a. a. O. gar nicht ausgeschlossen, dass die Sprossanlage ein Axillarspross eines der primären Blätter ist. Die interessante Keimentwicklung der Utricularien verdient jedenfalls noch eine genauere Verfolgung.

[3]) WILLE, om Kimens udviklingshistorie hos *Ruppia rostellata og Zanichellia palustris.* Vidensk. Meddel. fra den naturh. Foren.) Kjobenhavn 1882.

[4]) Eigenthümliche Verhältnisse finden sich bei *Loranthus sphaerocarpus* (TREUB, Observ. sur les Loranthacées. Ann. du jard. bot. de Buitenzoorg. vol. II.). Der »Vorkeim« verlängert sich hier sehr bedeutend, so dass seine Spitze in das untere (Gegenfüssler) Ende des Embryosacks gelangt, wo das Endosperm lokalisirt ist. Dasselbe wird durchbrochen, und der Gipfel des Vorkeims gelangt in eine unterhalb des Embryosackes befindliche Gruppe von Collenchymzellen, in welcher die Endzellen des Vorkeims (Proembryo) die Embryoanlage bilden; diese wird aber später von dem Endosperm wieder umwachsen. Eine solche Umwachsung des Embryos durch das Endosperm kommt auch bei *Loranth. europaeus* vor (HOFMEISTER, Neue Beitr. in Abh. sächs. Ges. d. Wiss., 1859, pag. 544) allein eine Durchbrechung des Embryosackes scheint hier nicht stattzufinden, obwohl HOFMEISTER's Fig. 3, Taf. IV, a. a. O. vielleicht darauf hindeutet.

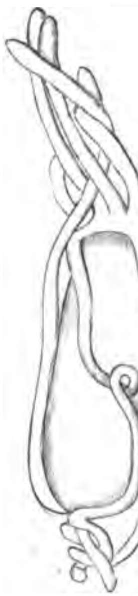


Fig. 23. (B. 344.)
Embryo von *Phalaenopsis grandiflora* (nach Treub) mit hyphenähnlich ausgewachsenen Trägerzellen.

Auch für manche Orchideen ist es längst bekannt, dass der Embryoträger sich stark verlängert und den Embryosackscheitel durchbrechend in die Mikropyle hineinwächst. Treub hat diesen Vorgang in seiner oben citirten Schrift des Näheren verfolgt.

Die einzelnen Gattungen verhalten sich bezüglich der Embryoträgerbildung wesentlich verschieden. Einige besitzen, wie oben erwähnt, einen Embryoträger überhaupt nicht, so *Listera ovata*, *Epipactis (palustris, latifolia)*, *Cypripedium spectabile*. Bei anderen dagegen gewinnt der Embryoträger eine eigenartige Entwicklung. Bei *Orchis* u. a. z. B. *Orchis latifolia* wächst er als gegliederter Zellfaden zur Mikropyle heraus, und in den Fruchtknoten hinein, wo er sich an den Funiculus und die Placenta anlegt, und den Zellen derselben Stoffe entzieht, die er dem Embryo zuführt. Der letztere selbst zeigt frühe eine dicke Cuticula auf seinen Aussenzellwänden, welche den Durchtritt gelöster Stoffe erschwert, die Zellen des Embryoträgers dagegen sind nicht oder nur wenig cuticularisirt. Wenn es somit auch nicht ausgeschlossen ist, dass der Embryo namentlich während der ersten Zeit seiner Entwicklung durch seine Oberfläche Stoffe, die aus den umgebenden Samenknospenzellen stammen (Endosperm wird bei allen Orchideen nicht gebildet) aufnimmt, so wird das Hauptmaterial doch jedenfalls durch den Embryoträger herbeigeschafft. Bei *Phajus Wallichii* und *Goodyera discolor* tritt der Embryoträger aus dem Exostom nicht heraus, bei *Epidendron ciliare* dagegen durchbohrt er seitlich das innere Integument. Besonders eigenthümlich gestaltet sich der Embryoträger bei *Phalaenopsis grandiflora* u. a. Die

---

[1]) Vergl. Hofmeister, Neuere Beobachtungen über die Embryobildung der Phanerogamen. Pringsh. Jahrb. I., pag. 121.

[2]) Dasselbe ist vielfach beschrieben. Ich nenne hier nur: Schacht, Ueber die Entstehung des Keimes von *Tropaeolum majus*. Bot. Zeit. 1855, pag. 641 (Im Register des betr. Jahrganges übersehen.) Hegelmaier, Vergl. Unters. pag. 156.

Zelle aus der der Embryoträger hervorgeht, theilt sich durch Längswände in mehrere nebeneinanderliegende Zellen. Jede derselben wächst zu einem zweiarmigen Schlauche aus (vergl. Fig. 23.) der eine, längere Schlaucharm wächst am Embryo hinab, der andere geht ins Exostom. Der Embryo ist in Folge dessen von hyphenähnlichen Schläuchen umwickelt. Dieselben führen ihm auch hier Nährmaterialien aus den Samenknospenzellen zu. Im reifen Samen sind die Schläuche, die aus dem Embryoträger hervorgingen, nicht mehr vorhanden, was mit dem letzteren allgemein der Fall zu sein pflegt. — Noch sonderbarer verhält sich *Stanhopea oculata*. Man findet hier zunächst einen Zellkörper, der durch Theilung der Eizelle entstanden ist. Von den Zellen derselben wachsen alle bis auf eine, aus der der Embryo hervorgeht, zu langen Schläuchen aus, von denen die einen ins Exostom eintreten, andere sich zwischen die Zellen der Samenknospe eindrängen.[1]

Die Samen der Orchideen sind sehr klein, und dementsprechend auch der Embryo. Er ist bei unseren einheimischen Formen ein eiförmiger Zellkörper, an welchem keine Gliederung in Kotyledon, Stammknospe und Wurzel eingetreten ist, auch die »Meristeme« nur insofern vorhanden sind, als eine (wie es scheint nicht immer scharf abgegrenzte) Dermatogenlage den Embryo überzieht. Dagegen hat Treub in *Sobralia macrantha* eine Orchidee aufgefunden, bei welcher Kotyledon und Stammknospe im Embryo wenigstens andeutungsweise vorhanden sind. Die Anlage einer Hauptwurzel dagegen findet sich am Embryo nicht, und auch bei der Keimung[2]) tritt sie nicht auf, es schwillt der untere Theil des Embryos (der nicht in hypokotyles Glied und Wurzel differenzirt ist) knollig an, und befestigt sich in der Erde durch eine Vielzahl von Wurzelhaaren, während aus dem apikalen Theil der Kotyledon hervorgeht. So verhalten sich wenigstens die von Pfitzer untersuchten epiphytischen Orchideen z. B. *Dendrochilum glumaceum*, und abweichende Angaben über Erdorchideenkeimung scheinen mir insofern nicht beweisend, als, wenn der apikale Kotyledon relativ klein, das untere Ende des Embryo dagegen gross und angeschwollen ist, leicht der Anschein entstehen kann, als entstände die Stammknospe terminal, wie das auch mehrfach angegeben ist. So wenig die Möglichkeit dieser Bildung namentlich im Hinblick auf das von den Dioscoreen etc. oben Erwähnte zu leugnen ist, so scheint es vorerst doch berechtigt, den Orchideenembryo als eine einfache Hemmungsbildung des gewöhnlichen monokotylen Embryo zu betrachten, dessen apikaler Theil sich weiterhin zum Kotyledon entwickelt.

Die Orchideen gehören zu den »Humusbewohnern.« Andere Pflanzen mit ähnlicher Lebensweise, vor Allem die Parasiten, zeigen eine ähnliche unvollständige Ausbildung des Embryo. Es kommt hier nicht darauf an, umfangreiche mit einer grossen Quantität aufgespeicherten Nährmateriales versehene Samen zu bilden, sondern möglichst zahlreiche, aber meist sehr kleine Samen, von denen allerdings nur wenige in günstige Keimungsbedingungen, bei Parasiten in die unmittelbare Nähe einer Nährpflanze, gelangen. Es ist mit dem Parasitismus eine Unvollständigkeit in der Ausbildung des Embryo übrigens nicht nothwendig verbunden, denn die parasitisch lebende, aber chlorophyllreiche Mistel entwickelt einen grossen und wohl ausgebildeten Embryo. — Auch bei der schmarotzenden *Cuscuta*[1]) ist der Embryo noch ziemlich gross und lang, allein die Hauptwurzel ist unvollständig ausgebildet, es fehlt gewissermaassen ein Stück der Wurzelspitze sammt der Wurzelhaube, die Wurzel erscheint nach unten hin nicht abgeschlossen. Sie bedarf einer höheren Ausbildung nicht, da sie bei der Keimung nur kurze Zeit in Funktion ist, so lange nämlich, bis es der Keimpflanze gelungen ist, eine Pflanze zu erreichen, auf welcher sie mittelst ihrer Saugorgane (Haustorien) sich befestigt, dann stirbt die Wurzel und der ganze untere Theil der Keimpflanze ab und dieselbe lebt auf ihrem Wirthe, ohne mit dem Boden in Berührung zu stehen.

---

[1]) Aehnliche Saugfortsätze scheinen sich nach einer Notiz Hofemeister's (Pringsh. Jahrb. Bd. I., pag. 108) auch beim Embryo der Ribesiaceen zu finden. — Physiologisch ähnliche Organe sind z. B. die dünnen Hyphenäste welche aus den ascogenen Hyphen in den Ascusfrüchten von *Penicillium* entspringen und das Hüllgewebe zum Besten der ascusbildenden Hyphenäste verzehren (cfr. Brefeld, Schimmelpilze, 2. Heft).

[2]) Dieselbe tritt bekanntlich nur selten ein, und ist deshalb auch das Objekt sehr vieler Beschreibungen gewesen. Vergl. z. B. Irmisch in Beitr. zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Fabre, de la germination des Ophrydées *(Ophrys apifera)* Ann. d. scienc. nat. IV. Sér., T. V. 1856. Pfitzer, Verhandlungen des naturh. med. Vereins zu Heidelberg, N. F. II. Bd., pag. 27 ff. — Die neuerdings erschienene Abhandlung desselben Verf. ist mir hier nicht zugänglich. (»Grundzüge einer vergleich. Morphologie der Orchideen. Heidelberg 1881.)

Noch weniger ausgebildet ist der Embryo von Orobanche[2]) (Fig. 24). Der Embryo wird ganz wie ein gewöhnlicher dikotyler Keimling angelegt, bleibt aber auf einer frühen Stufe stehen und repräsentirt im reifen Samen nur einen ungegliederten Zellkörper. Aehnlich bei anderen Parasiten, Balanophoren und Rafflesiaceen.[3]). Der von *Monotropa* ist sogar nur neunzellig[4]), wie sich die Embryonen der letzgenannten Arten bei der Keimung verhalten, ist nicht bekannt, es ist dieser rudimentäre Zustand des Embryo aber nichts anderes als ein Stehenbleiben auf einem Stadium, das die normal weiter entwickelnden Embryonen vieler anderen dikotyler Pflanzen ebenfalls passiren, das nämlich, auf welchem der Embryo besteht aus acht Kugeloctanten und der »Hypophyse.«

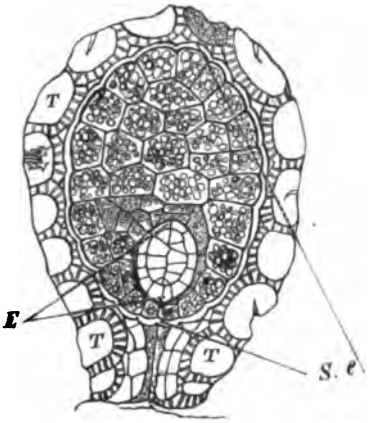


Fig. 24. (B. 345.)

Optischer Längsschnitt durch den reifen Samen von *Orobanche Hederae;* die Mikropyle nach unten gewendet. Se Wandung des Embryosackes, welcher alle übrigen Zellen des Nucellus verdrängt hat, er umschliesst das Endosperm, in diesem liegt der Embryo (E), T die Samenschale, hervorgegangen aus dem Integument (nach KOCH.)

Es wird, wie oben erwähnt, die Bezeichnung Embryonalstudium beschränkt auf die Entwicklung, welche der Embryo innerhalb des Samens durchmacht. Es ist dazu aber eigentlich auch der Abschnitt zu rechnen, der zwischen der Entwicklung im Samen und dem Zeitpunkt der Keimung eintritt, bei welchem die Keimpflanze die Gestaltung der erwachsenen Pflanze, namentlich die für dieselbe charakteristische Blattform angenommen hat. Dass das Embryonalstadium hierbei nicht scharf abgegrenzt werden kann, ist klar, und in der Natur der Sache begründet. Hier ist nur noch darauf hinzuweisen, dass der Embryo im Samen bei verschiedenen (nicht parasitischen) Pflanzen einen sehr verschiedenen Entwicklungsgrad erlangt. Während er in vielen Fällen nur aus den Kotyledonen, dem Vegetationspunkt des Stammes, dem hypokotylen Glied und der Wurzel besteht, erreichen in anderen Fällen Stammknospe und Wurzel schon innerhalb des Samens eine Weiterentwicklung, erstere producirt (z. B. bei *Phaseolus*, *Ceratophyllum*, eine Anzahl Blätter, letztere (bei Gräsern wie *Coïx*, *Triticum*, ferner *Cucurbita* u. a. eine Anzahl von Nebenwurzeln, bilden also schon innerhalb des Samens Organe, die bei anderen erst bei der Keimung auftreten. Ebenso braucht hier nur im Vorübergehen daran erinnert zu werden, dass die einen Embryonen das Endosperm schon während ihrer Entwicklung im Samen, andere erst bei der Keimung aufzehren; und Analoges gilt für die Gewebedifferenzirung.

---

[1]) KOCH, Unters. über d. Entw. d. Cuscuteen in HANSTEIN, botan. Abhandl. II. Bd. pag. 3.

[2]) KOCH, über die Entwicklung d. Samens von Orobanche. Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XI.

[3]) SOLMS-LAUBACH, über den Bau der Samen in den Familien der Rafflesiaceen und Hydnoraceen. Bot. Zeit. 1874. pag. 337.

[4]) KOCH, Die Entwicklung des Samens von Monotropa Hypopitys. PRINGSHEIM's Jahrb. Bd. XIII.

Stets aber bleibt die embryonale Beschaffenheit nur an zwei Stellen für längere Zeit erhalten, am Vegetationspunkte des Stammes und an dem der Wurzel. Die Hauptwurzel geht bei den Monokotylen bekanntlich früh zu Grunde — bei einigen Formen wird sie, wie oben erwähnt, überhaupt nicht gebildet und wahrscheinlich ist dies auch noch bei anderen (*Lemna* nach HEGELMAIER) der Fall, bei anderen Pflanzen, wie z. B. den Coniferen dagegen bleibt der Vegetationspunkt der Hauptwurzel zeitlebens erhalten, und er ist dann vom Vegetationspunkt des Sprosses, von dem er im Samen nur durch das hypokotyle Glied getrennt war, wie die ganze Länge der Wurzel und des Hauptstammes entfernt. Die Vegetationspunkte sind diejenigen Regionen des Pflanzenkörpers, an welchem das Gewebe die embryonale Beschaffenheit beibehalten hat[1], und an denen die Neubildungen von Organen, von Blättern und Zweigen am Sprossvegetationspunkt, Nebenwurzeln am Wurzelvegetationspunkt entstehen. Es leuchtet daraus ein, dass die Untersuchung der Vorgänge am Vegetationspunkt für die Entwicklungsgeschichte von der grössten Wichtigkeit ist — im Folgenden soll eine Darstellung derselben gegeben werden. — Ehe auf dieselbe eingegangen wird, sei hier nur noch bemerkt, dass nicht überall die Embryonen der Samen befruchteten Eizellen entstammen. Wie STRASBURGER gezeigt hat, findet in einigen Fällen die Bildung von Adventivembryonen statt, d. h. von solchen, die sich aus Zellen des dem Embryo angrenzenden Samenknospengewebes entwickeln, eine Thatsache, auf welche unten zurückzukommen sein wird.

§ 2. Der Vegetationspunkt. 1. Charakteristik der Vegetationspunkte.

Untersucht man die Sprosse einer höheren Pflanze in der Periode ihrer kräftigsten Entwicklung, so zeigt auch eine wenig eingehende Betrachtung eine wichtige Differenz von den höheren und den meisten niederen Thieren darin, dass an der Pflanze eine stetige Neubildung von Organen, Blättern, Zweigen etc. stattfindet. Die anatomische Untersuchung würde ergeben, dass ganz dasselbe auch für die Gewebeelemente gilt, dass auch sie durch Hinzufügung neuer Theile vermehrt werden, ohne dass ältere Gewebeelemente äusserlich zu Grunde gehen. Diese Neubildung von Organen und Gewebeelementen findet aber nicht an beliebigen Theilen der Pflanze, sondern in einer ganz bestimmten Region derselben statt, im Vegetationspunkt[1], welcher gewöhnlich das Ende des Sprosses einnimmt.

---

[1] Vergl. die Charakteristik bei SACHS, über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. Arb. des botan. Instituts in Würzburg. II. Bd. pag. 103.

[1] WARMING (Forgreningsforshold etc. Résumé, pag. 1), hat den Begriff Vegetationspunkt viel enger gefasst. »Je ne comprends dans le point végétatif, que la ou les cellules dont la fonction spéciale est de fournir à la plante ou aux organes de la plante de nouvelles cellules, c'est à dire de travailler à sa croissance.« Diese Definition weicht aber wesentlich ab von dem seit WOLFF unter dem Ausdruck Vegetationspunkt Verstandenen. Sie hat den Vortheil einer scharfen Umgrenzung, denn danach wäre der Vegetationspunkt nur von der Scheitelzelle, wo eine

Der Vegetationspunkt ist charakterisirt dadurch, dass er besteht aus embryonalem Gewebe, d. h. aus solchem, in welchem eine Differenzirung in verschiedenartige Gewebeelemente noch nicht eingetreten ist, die Zellen klein und dicht mit Protoplasma erfüllt sind und den Charakter eines Theilungsgewebes besitzen, sich also häufig theilen, aber langsam wachsen, und dass er die Stelle ist, wo die normale Neubildung von Organen am Pflanzenkörper erfolgt. Durch beide Charaktere ist der Vegetationspunkt scharf unterschieden von den Theilen des Sprosses, welche in den Dauerzustand übergegangen sind, deren Gewebeelemente sich nicht mehr theilen, nachdem sie eine bedeutende Streckung erfahren haben, und an denen eine normale Neubildung von Organen nicht stattfindet. Wie der Spross besitzt auch die Wurzel einen Vegetationspunkt und ebenso die Blätter, nur dass er an letzteren nur kurze Zeit thätig ist, und das ganze Blatt gewöhnlich bald aus dem embryonalen Stadium heraustritt.

2. Form und Lage des Vegetationspunktes. Bei den vegetativen Sprossen der Samenpflanzen nimmt der Vegetationspunkt wie erwähnt, gewöhnlich das Ende des Stengels ein, er liegt apikal an der äusserst kleinen, meist mit blossem Auge gar nicht wahrnehmbaren Stengelspitze. Die Form desselben variirt sehr; es ist bei den meisten Wasserpflanzen *(Elodea, Hippuris* etc.) der Vegetationspunkt ein schlanker Kegel, oder vielmehr ein parabaloïdähnlicher Körper (Fig. 11), bei den meisten Landpflanzen erhebt er sich zwischen den jüngsten Blattanlagen in Form einer sanft gewölbten Kuppe, bei einigen wie *Lycopodium Selago* ist die Wölbung so flach, dass der Vegetationspunkt zwischen den jüngsten Blattanlagen kaum mehr hervortritt, sondern das fast ebene Stengelende einnimmt. Aehnliche Differenzen finden sich auch bei niederen Pflanzen, von denen hier speciell die hervorgehoben sein mögen, welche ein sogenanntes Randwachsthum besitzen, d. h. solche, bei denen der Vegetationspunkt den Rand einer Scheibe oder eines bandförmigen Körpers einnimmt, wofür die runden Scheiben von *Coleochaete scutata* und die flachen, aber am Rande eingerollten Sprosse von *Padina Pavonia* als Beispiele dienen können. Ein Durchschnitt durch einen Thallus der letzteren Pflanze zeigt uns den Thallusrand schneckenförmig eingerollt, seine Spitze eingenommen von einer Zelle, in Wirklichkeit findet sich hier also eine Reihe nebeneinander liegender Zellen, welche den Thallusrand einnehmen. Eine derartige Einrollung oder Krümmung des Vegetationspuuktes ist auch sonst verbreitet, und zwar, wie ich früher gezeigt habe, namentlich bei dorsiventralen Sprossen. So bei den Algen *Herposiphonia* und *Polyzonia jungermannoïdes*, bei den Laubsprossen der Wasserpflanze *Utricularia* und den dorsiventalen Inflorescenzen der Boragineen. Die Einkrümmung beruht natürlich überall darauf, dass die convexen Partien rascher wachsen, als die concaven, und sie gleicht sich in den älteren Theilen, welche sich gerade strecken, wieder aus. Auch in anderer Beziehung pflegen sich Organisationsverhältnisse des Sprosses schon in den Formverhältnissen des Vegetationspunktes auszuprägen, eine Thatsache, die von Wichtigkeit ist, weil sie uns zeigt, das jene Organisationsverhältnisse in Eigenthümlichkeiten begründet sind, welche

---

solche vorhanden ist, oder von den HANSTEIN'schen »Initialen« gebildet (vergl. oben pag. 138 ff). Allein abgesehen davon, dass die Bestimmung dieser Initialen in vielen Fällen eine zweifelhafte ist, vermag ich die Zweckmässigkeit einer solchen Begrenzung nicht einzusehen, Scheitelzelle und Initialen haben ja schon ihre bestimmten Namen, während das Bedürfniss für den Vegetationspunkt (im WOLFF'schen Sinne) eine Bezeichnung zu haben, bestehen bleibt, obwohl wir wissen, dass eine scharfe Abgrenzung gegen die älteren Theile nicht möglich ist. —

schon auf die Substanz des Vegetationspunktes selbst einwirken, resp. in derselben ihren Sitz haben. So zeigt schon der Vegetationspunkt der dorsiventralen Inflorescenzen der Papilionaceen und Boragineen eine differente Ausbildung von Bauch- und Rückenseite, welche an der fertigen Inflorescenz auffallend hervortritt durch die Verschiedenheit in der Production von Blüthensprossen auf beiden Seiten[1]; ferner sind die Vegetationspunkte der Blüthen, die sich durch die einseitig fortschreitende Anlage ihrer Blattorgane auszeichnen, (Resedaceen, Papilionaceen, Begonia-Species, genaueres darüber in dem Abschnitt über Blüthenentwicklung), schon vor dem Auftreten von Seitensprossung abweichend von den Blüthen mit allseitig nach dem Vegetationspunkte hin fortschreitender Organanlegung gestaltet, sie sind nämlich nicht radiär, sondern symmetrisch geformt. Dass nicht überall die Symmetrieverhältnisse des fertigen Sprosses schon im Vegetationspunkt sichtbar sind, braucht nicht betont zu werden, denn es ist eine bekannte Thatsache, dass im Laufe der Entwicklung Form und Stellung der Organanlagen Veränderungen erleiden können, welche ein vom Anlage-Stadium differentes fertiges Stadium zur Folge haben. Beispiele für diesen Satz wird man namentlich auf dem Gebiete der Blüthenentwicklung mehrfach finden.

Hier findet sich auch häufig der in der vegetativen Region seltene Fall, dass der Vegetationspunkt becher- oder schüsselförmig vertieft ist, und aus der Innenfläche der Vertiefung die Blüthenblätter hervorsprossen, so z. B. bei den Blüthen der Compositen. Aehnliches findet sich auch bei Inflorescenzen, z. B. denen der Feigen, in welchen die Blüthen auf der Innenwand des becherförmigen Inflorescenzachsengebildes entstehen, in geringerem Maasse der Fall ist dasselbe bei *Digitalis parviflora*, wo der Inflorescenzvegetationspunkt nur eine seichte Einsenkung zeigt (WARMING, forgrenings forhold Tab. IV. Fig. 21.) Auch bei den Muscineen und Thallophyten kommt eine ähnliche Aushöhlung (wenn wir diesen bildlichen Ausdruck gebrauchen wollen) vor, auf ihr beruht z. B. die Bildung der »Fruchtsäcke« der geocalyceen Jungermannien (vergl. Bd. II. pag. 351), welche aus den archegonientragenden Sprossen hervorgehen, und sehr häufig geschieht es, dass der Vegetationspunkt in einer Vertiefung liegt, deren Ränder von älteren Gewebepartieen gebildet werden, die ihn schützen. So bei den meisten Farnprothallien, den *Fucus*-Arten, *Pteris aquilina*, den Winterknospen der Tannen (bei welchen die Knospenschuppen auf einer becherförmigen, die Knospe umgebenden Wucherung des Stengels stehen) und in vielen anderen Fällen.

Der Uebergang des embryonalen, aus dem »Urmeristem« des Vegetationspunktes hervorgegangenen Gewebes in Dauergewebe erfolgt nicht immer in der Weise, dass dieser Uebergang in den Dauerzustand vom Vegetationspunkt aus der Entfernung umgekehrt proportional fortschreitet, vielmehr finden wir vielfach vom Vegetationspunkt entferntes Gewebe noch in embryonalem Zustand, während demselben näher gelegenes schon in den Dauerzustand übergegangen ist. So namentlich bei Sprossen, welche eine Gliederung in Knoten und Internodien zeigen, z. B. den Gräsern.[2]) In den Internodien derselben behält die über den Knoten gelegene Querzone den embryonalen Charakter sehr lange bei. Die

---

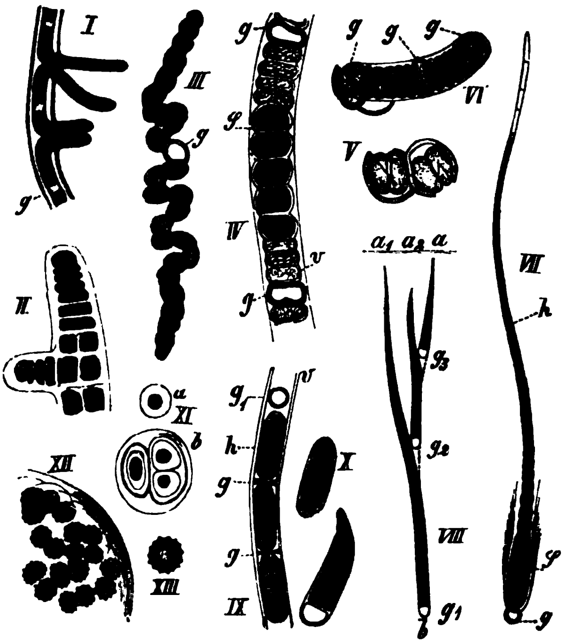
[1]) Aehnliches zeigen auch die Grasinflorescensen: die radiären von *Zea* und *Setaria* besitzen einen dicken, annähernd drehrunden Vegetationskegel, die dorsiventralen Inflorescenzvegetationspunkte zeigen meist eine flache Rücken- und eine gewölbte Bauchseite. So sehr auffallend bei *Nardus stricta* u. a. Vgl. Beitr. zur Entw. ein. Infl. PRINGSHEIM, Jahrb. für wiss. Bot. XIV. Bd.

[2]) Vergl. die von HOFMEISTER, Allg. Morph. pag. 420 angeführten Beispiele und Literaturangaben.

Zellen bleiben klein und erweisen sich als Theilungsgewebe, während die oberen Theile des Internodiums schon lange in den Dauerzustand übergegangen sind. Es findet sich hier also eine interkalare Vegetationszone, an welcher jedoch eine Neubildung von Organen nicht stattfindet. In grösster Ausdehnung findet sich dies Verhältniss bei den Blättern der Samenpflanzen. Mit wenigen Ausnahmen (z. B. *Guarea*) geht hier der apikale Vegetationspunkt in Dauergewebe über, während der basale Theil des Blattes embryonalen Charakter behält, sich hier also ein »interkalarer Vegetationspunkt« befindet. Die Blattscheide von *Isoëtes* und den Gräsern z. B. wird angelegt als eine Querzone, die aus einer oder wenigen Zellanlagen besteht: aus dieser Querzone geht die ganze Blattscheide durch interkalares Wachsthum hervor. (Vergl. darüber den Abschnitt über Blattentwicklung.)

Während die interkalaren Vegetationszonen der oben-genannten Sprossachsen solche sind, bei denen das Gewebe den Charakter eines embryonalen Theilungsgewebes behält, die Organanlage aber ausschliesslich an dem apikalen (primären) Vegetationspunkt stattfindet, kennen wir auch eine ganze Reihe von Sprossen, bei welchen der Vegetationspunkt dauernd interkalar liegt. So namentlich bei vielen Algen aus der Abtheilung der Phaeophyceen, sowohl bei einfachen, conferven-ähnlichen Formen derselben, wie den Ectocarpeen, als bei massig entwickelten wie den Laminarien. Bei den Ectocarpeen z. B. ist der Vegetationspunkt der Zellfäden überragt von Zellen, welche schon in den Dauerzustand übergegangen sind, und ihren Protoplasmainhalt grösstentheils verloren haben, während der Vegetationspunkt selbst gebildet wird von einer Anzahl (an den Hauptachsen etwa 10—12) niederer, scheibenförmiger dicht mit Protoplasma erfüllter Zellen, die als Theilungsgewebe funktioniren. Unterhalb des Vegetationspunktes werden auch hier neue Organanlagen, Seitenzweige, Sporangien etc. gebildet. Ein instruktives Beispiel für die interkalare Lage des Vegetationspunktes und das Zustandekommen derselben bildet eine andere mit den Ectocarpeen verwandte Alge die *Giraudia sphacelarioïdes*. Die Zweige derselben bestehen hier im Jugendstadium aus einer Zellreihe, deren unterste Zellen in den Dauerzustand übergehen, während die oberen Vegetationspunkt-Charakter behalten. Der Vegetationspunkt liegt hier also anfangs apikal. Nach einiger Zeit aber gehen die apikalen Zellen in den Dauerzustand über, was sich hier darin äussert, dass die sich durch Längswände in einen Gewebekomplex theilenden Zellen ausser einer Streckung weiter keine Veränderungen mehr erfahren. Dieser Process erstreckt sich allmählich auf den grössten Theil des Sprosses. Diese basale Region desselben aber behält ihren embryonalen Charakter, die Zellen derselben vermehren sich durch Zweitheilung und unterhalb derselben treten auch die Anlagen der Seitensprosse und der Wurzeln auf (vergl. Bot. Zeit. 1878 Taf. VII, Fig. 16). Schliesslich geht auch diese Region in den Dauerzustand über, indem die Zellen aufhören durch Quertheilung sich zu vermehren, sich strecken und dann durch Längswände theilen, so dass ein solcher Spross dann vollständig ausgewachsen ist. Auch grüne Algen, die sich ähnlich wie *Ectocarpus* verhalten sind bekannt, z. B. *Chaetophora* und bei den Samenpflanzen ist das Auftreten interkalarer organbildender Vegetationszonen ebenfalls nichts Seltenes, allein wie es scheint ausschliesslich auf die zum Zwecke der geschlechtlichen Fortpflanzung umgebildeten Sprosse oder Sprosssysteme, auf Blüthen und Inflorescenzen beschränkt. Von ersteren mögen hier die bekannten Blüthenbecher der Feigen genannt sein, welche ausgehöhlte Sprosse darstellen, deren Innenwand zahlreiche Blüthen entspringen, während die Mündung des Bechers verschlossen wird durch eine Anzahl Hüllblätter. Die junge Feigen-Inflorescenz besitzt einen schwach gewölbten Vegetationspunkt, der eine Anzahl von Blättern bildet. Dann verliert die apikale Partie den Vegetationspunkt-Charakter und wird flach, während an der Insertionsstelle der Blätter ein neuer interkalarer Vegetationspunkt auftritt (resp. die hier gelegene Partie Vegetationspunkt-Charakter erhält). Dadurch wird die Bildung des Blüthenbechers eingeleitet, es bildet sich eine, den ursprünglichen Vegetationspunkt umgebende Röhre, auf welcher die erst gebildeten Blätter sitzen. Die Blüthen treten zuerst auf dem Grunde des Bechers auf, dann auf der Innenfläche der Röhre in gegen den interkalaren Vegetationspunkt hin fortschreitender Reihenfolge.

Ganz ähnliche Vorgänge treffen wir bei der Entwicklung mancher Blüthen z. B. der der Rosaceen, bei welchen ebenfalls durch die Thätigkeit eines interkalaren Vegetationsgürtels eine becherförmige Achsenbildung zu Stande kommt (vergl. den Abschnitt über Blüthenentwicklung), hier wie in dem vorhin erwähnten Beispiele geht der Vegetationspunkt schliesslich in Dauergewebe über.



(B. 846.) Fig. 25.

Nostocaceen (aus Falkenberg, die Algen, Bd. II. dieses Handbuches). I Scheinastbildung von *Scytonema*. II Eine Nostocacee mit Vegetationspunkt und »echter« Verzweigung *(Stichonema ocellatum)*. VIII Schematische Darstellung der Scheinastbildung einer Rivulariee, g hier wie in den anderen Figuren die Heterocysten (Figurenerkl. vergl. a. a. O. pag. 308.

So verschiedenartig auch die Lage und Form der Vegetationspunkte ist, so übereinstimmend ist doch im Allgemeinen ihr Bau und ihre Bedeutung für die Gliederung des Pflanzenkörpers. Allein nicht alle Pflanzen besitzen einen Vegetationspunkt. Bei solchen einzelligen Algen, die sich durch Zweitheilung vermehren, leuchtet dies von selbst ein, und dasselbe ist der Fall bei manchen Zellreihen, z. B. denen der Conjugaten. Dieselben stellen nur Aneinanderreihungen einzelliger Formen vor, die Zellen verhalten sich alle gleich und vermehren sich durch Zweitheilung, eine Differenz zwischen Vegetationspunkt und Dauergewebe findet an einem solchen Faden nicht statt. Ebensowenig ist dies der Fall bei den Zellreihen der Gattung *Nostoc*, eine Differenzirung findet sich hier nur insofern, als zwischen die theilungsfähigen Zellen anscheinend regellos solche eingestreut sind, welche ihre Theilungsfähigkeit verloren haben und auch sonst charakteristischen Veränderungen unterliegen, die Grenzzellen oder Heterocysten (vergl. Bd. II., pag. 307 ff. dieses Handbuches). Demgemässs ist hier die Verzweigung, wo eine solche überhaupt stattfindet, wie z. B. bei der Gattung *Scy-*

tonema auch nicht lokalisirt: es wächst einfach eine Zelle, sich zur Zellreihe unter Theilungen verlängernd an der über ihr stehenden Fadenzelle (häufig einer Heterocyste) vorbei. Bei einigen anderen Nostocaceen z. B. *Stigonema* (Fig. 25, II) dagegen findet sich ein Vegetationspunkt, der in gewöhnlicher Weise Auszweigungen bildet. Auch bei den, grosse Gewebeplatten oder Säcke mit einschichtiger Wandung bildenden Ulva- und *Enteromorpha*-Arten scheinen sich alle Zellen gleich zu verhalten[1]), und ähnlich ist es wohl bei dem Wachsthum vieler Früchte, z. B. der Kürbisse, auch hier scheint ein »Vegetationspunkt« nicht zu existiren, sondern ein gleichmässiges Wachsthum der ganzen Frucht stattzufinden. Von analogen Fällen mögen noch die Placenten genannt sein, die aus gleichmässig embryonalem Gewebe bestehen, während an dem Vegetationskegel eines Sprosses oder einer Wurzel von der Spitze gegen die älteren Partien hin ein stetiges Abnehmen des embryonalen Charakters stattfindet.

3. Art der Organanlage am Vegetationspunkt. Zu den wichtigsten Merkmalen des Vegetationspunktes gehört nach dem Obigen das, dass er die Stelle ist, wo neue Glieder des Pflanzenkörpers angelegt werden. Der Vegetationspunkt des Sprosses ist die Stelle, wo neue Blätter und Seitensprossen angelegt werden und ebenso entstehen an der Wurzel Nebenwurzeln vom Vegetationspunkt aus. Man bezeichnet die Bildung von Seitensprossen am Sprossvegetationspunkt, die von Wurzeln am Wurzelvegetationspunkt, die von Blattfiedern als am Blattvegetationspunkt, also im Allgemeinen die Erzeugung gleichartiger Glieder als Verzweigung, wogegen man die von Ungleichartigen also z. B. die von Blättern, am Stammvegetationspunkt unter den Begriff der Neubildung zusammenfassen kann. Bei niederen Pflanzen, bei denen die Differenz der Glieder keine so scharfe ist, gehen beide Begriffe natürlich ineinander über. Der »normalen,« d. h. am Vegetationspunkt vor sich gehenden Gliederbildung steht die adventive gegenüber, d. h. die Entstehung von Sprossen und Wurzeln (denn Blätter entstehen stets nur an Vegetationspunkten), aus Pflanzentheilen, die nicht mehr im Zustand des Vegetationspunktes befindlich sind. Diese adventiven Bildungen sollen unten ausführlicher besprochen werden, hier sei nur hervorgehoben, dass es ein ganz vergebliches Bemühen wäre, zwischen normaler und adventiver Verzweigung scharfe, in eine Definition fassbare Grenzen ziehen zu wollen, es kommt bei der Unterscheidung beider wesentlich auch noch der Gesichtspunkt in Betracht, dass man meist die adventiven Sprosse als etwas für den Gesammthabitus des betreffenden Pflanzenkörpers Unwesentliches betrachtet.

Die Organanlage am Vegetationspunkt kann entweder eine »exogene« oder »endogene« sein. Im ersteren Falle betheiligt sich die äusserste Zellschicht an der Organbildung, sei es allein, oder zugleich mit tieferen Zelllagen. Im zweiten Falle geht die Organbildung, ohne Betheiligung der äussersten Zellschicht oder der äussersten Zellschichten vielmehr unter Durchbrechung derselben vor sich. Am Vegetationspunkt des Sprosses überwiegt bei Weitem die exogene Organbildung, an dem der Wurzel findet sie ausschliesslich endogen statt, und zwar in einer Gewebeschicht, welche von der ganzen Wurzelrinde bedeckt ist. Wir sehen an der Wurzel, deren Vegetationspunkt nicht wie der des Sprosses von Blattgebilden umhüllt und geschützt ist, das embryonale Gewebe einerseits geschützt durch die Wurzelhaube, andererseits dadurch, dass die peripherischen und centralen Gewebepartien früher schon in den Dauerzustand übergehen, noch ehe die Bildung von Seitenorganen in der embryonal bleibenden Gewebeschicht begonnen hat.

---

[1]) Auch im Auftreten der Seitenzweige bei *Enteromorpha* scheint keinerlei bestimmte Reihenfolge zu bestehen.

Wenden wir uns zum Vegetationspunkt des Sprosses, so ist zunächst zu betonen, dass wir endogen angelegte Blätter nicht kennen, sondern nur endogen angelegte Seitensprosse. Solche finden sich bei einigen Algen und Lebermoosen. So bei *Vidalia volubilis, Rhytiphloea pinastroïdes* und *tinctoria, Amansia glomerata, multifida, Polyzonia elegans* und *Polyzonia incisa*[1]), ferner entstehen die Fruchtsprosse endogen (während die vegetativen Seitensprosse exogen entstehen) bei *Follexfenia* und *Jeannerettia*. Es sind die genannten Gattungen Florideen, bei welchen eine Gewebedifferenzirung in der Weise stattfindet, dass jedes der durch Querwände von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente sich in eine centrale und einige peripherische Zellen theilt, die erstere ist es nun in den genannten Fällen, von der die Seitensprossbildung ausgeht, die Seitensprossanlage muss sich dann also zwischen den peripherischen Zellen hindurchdrängen. Bei anderen nahe verwandten und ganz ähnlich gebauten Formen wie *Polyzonia jungermannoïdes* und den *Polysiphonia*-Arten[2]) dagegen ist die Sprossbildung eine exogene. Ferner finden wir endogene Sprossbildung angegeben für einige beblätterte Lebermoose (vergl. pag. 333 des II. Bandes dieses Handbuches, auch die Angabe über endogene Entstehung mancher Adventivsprosse von *Metzgeria)*. Nach Leitgeb entstehen nämlich aus Zellen, die unmittelbar unter der äussersten Zellschicht des Vegetationskegels liegen, die Flagellenäste von *Mastigobryum*, die Fruchtäste derselben Pflanze sowie die von *Lepidozia* und *Calypogeia*, ferner die Aeste von *Jungermannia bicuspidata*, während sonst die Zweigbildung in der gewöhnlichen exogenen Weise geschieht.

Auch bei den Equiseten hat man früher endogene Sprossbildung angenommen, womit diese unter den Gefässpflanzen isolirt gestanden wären. Es hat sich aber herausgestellt, dass die endogene Sprossbildung nur eine scheinbare ist, und auf einer frühzeitigen Umwallung der exogen angelegten Sprossmutterzelle beruht, der junge Spross durchbricht dann allerdings das ihn umgebende Gewebe, analoge Beispiele kennen wir auch von Samenpflanzen (Phanerogamen) so bei *Gleditschia sinensis*[3]), *triacanthos, Symphoricarpus vulgaris*. Die Sprosse werden (und zwar hier in Mehrzahl) normal in den Blattachseln angelegt, dann aber vom Rindengewebe ganz umwachsen, so dass sie dasselbe, wenn sie zur Entfaltung kommen, durchbrechen müssen. Und ähnlich ist es jedenfalls bei vielen der Ruheknospen unserer Holzpflanzen, die man als »schlafende« Augen bezeichnet.

Der Ursprungsort exogener Organanlagen am Vegetationspunkt ist ein sehr verschiedener Bald ist es eine Zelle der äussersten Zellschicht wie bei Moosen und Farnen, bald ein Complex von Aussenzellen, oder es entsteht eine aus dem Wachsthum von inneren, unter dem Dermatogen gelegenen Zellen hervorgehende Hervorwölbung, welche von der mitwachsenden äussersten Zellschicht, dem Dermatogen überzogen ist. Dies ist die Regel für alle Vegetationspunkte der Samenpflanzen, bei welchen ein »Dermatogen« deutlich zu unterscheiden ist, Sprosse und Blätter entstehen an ihnen fast ausnahmslos auf die angegebene Weise, d. h. durch Höckerbildung, welche beruht auf dem gesteigerten Wachsthum eines unter dem Dermatogen liegenden Zellencomplexes, dessen Wachsthum das Dermatogen folgt. Dieser Zellcomplex besteht bei manchen Blättern, z. B. denen von *Hippuris* (Fig. 11), *Potamogeton* u. a. aus Zellen der unmittelbar unter der Epidermis liegenden Schicht, bei anderen Blättern sind auch tiefer liegende Zellcomplexe beim Entstehen der Blattanlage betheiligt, Regel aber ist, dass zur Bildung von Blattanlagen weniger Zellschichten in Mitwirkung gezogen werden, als zu der von Seitenzweiganlagen.

---

[1]) Vergl. Falkenberg, Ueber endogene Entstehung normaler Seitensprosse bei den Gattungen *Vidalia* und *Amansia*, Nachrichten der k. Gesellsch. der Wissensch. in Göttingen 1879, ders. ibid. Jahrg. 1879, No. 20, Ueber congenitale Verwachsung im Thallus der Pollexfenieen; Ambronn, Ueber die Art und Weise der Sprossbildung bei den Rhodomeleengattungen *Vidalia*, *Amansia* und *Polyzonia*. Sitz.-Ber. des bot. Ver. der Provinz Brandenburg; XXII. Jahrgang, 1880, und über einige Fälle von Bilateralität bei Florideen. Bot. Zeit. 1880.

[2]) Nägeli's Angaben über endogene Sprossbildung bei *Polysiphonia* haben sich nicht bestätigt (vergl. Zeitschr. f. wiss. Bot. IV. pag. 211.)

[3]) Vergl. Hansen, Vergl. Unters. über Adventivbildungen bei den Pflanzen; Abh. der Senkenberg. Ges. XII. Bd. pag. 147 ff.

Organanlagen können am Vegetationspunkt nicht nur lateral, sondern auch terminal angelegt werden. Derartige Fälle finden sich namentlich bei Sprossen, welche sexuelle Fortpflanzungsorgane produciren. So geht aus der Scheitelzelle eines Thalluszweiges von *Coleochaete scutata* und anderen Arten derselben Gattung ein Oogonium hervor, und dasselbe ist der Fall bei den archegonientragenden Sprossen der Laubmoose. Das erste Archegonium einer Archegoniengruppe geht aus der Scheitelzelle hervor; wie Fig. 26 zeigt, wölbt sich dieselbe über die jüngsten Blattanlagen hervor, und theilt sich durch eine Querwand in eine obere und eine untere Zelle, aus welch letzterer nun die Archegonienanlage sich entwickelt. Ebenso geht in den Antheridienständen von *Fontinalis* u. a. Laubmoosen, wie LEITGEB nachgewiesen hat, das erste Antheridium aus der Scheitelzelle hervor: sie hört auf blattbildende Segmente zu produciren, wölbt sich hervor, und wird zur Mutterzelle des Antheridiums. Auch das Makrosporangium von *Taxus* ist terminal an einem kleinen, mit zwei Vorblättern und einer Anzahl Schüppchen besetzten Sprosse, und in den Blüthen der Angiospermen ist es ein durchaus nicht seltenes Vorkommniss, dass die Makrosporangien (Samenknospen) aus dem Scheitel der Blüthenachse selbst hervorgehen, so z. B. bei Polygoneen, Piperaceen u. a. Es ist nur eine Differenz in der Ausdrucksweise, ob man in diesen Fällen sagt: der Scheitel der Blüthenachse verwandle sich in eine Samenknospe, oder es sei dieselbe eine Neubildung auf dem Blüthenachsenscheitel: das Wesentliche in beiden Fällen ist eben, dass der Blüthenvegetationspunkt als solcher zu existiren aufhört und in seiner Totalität zur Organbildung verwendet wird, ein Vorgang, der sich entweder allmählich, oder, wie bei den obengenannten Muscineen, in durch die Veränderung der Zellenanordnung charakterisirter Weise vollziehen kann.

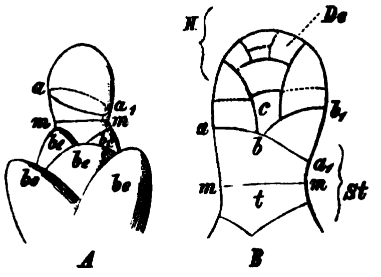


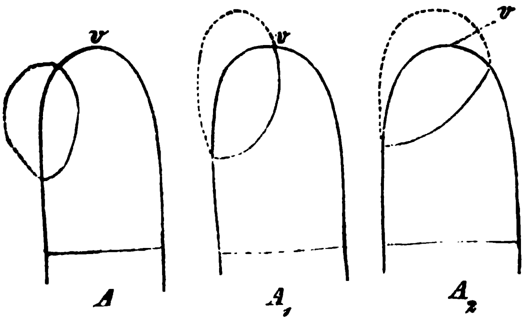
Fig. 26. (B. 847.)

A Stammspitze mit jungen Blattanlagen (be) von *Andreaea petrophila*, nach KÜHN. Aus der Scheitelzelle hat sich eine Archegonienanlage gebildet, die durch eine Querwand (mm) zunächst in eine untere und eine obere Zelle getheilt wird. Fig. B bringt die Weiterentwicklung des Archegoniums schematisirt.

Auch solche Fälle sind bekannt, in welchem der Blüthenvegetationspunkt zur Bildung eines Staubgefässes verwendet wird, so bei *Casuarina*, *Najas* u. a. bei Besprechung der Blüthenentwicklung zu diskutirenden Fällen. Man bezeichnet Staubgefässe, welche terminal am Blüthenvegetationspunkt entstehen je nach dem morphologischen Standpunkt, von welchem man ausgeht, als »pollenbildende

Caulome« oder als terminale Blätter. Terminale Blätter in der vegetativen Region kennt man nicht, es ist dies aber eben nur ein Erfahrungssatz, der durch die erste sicher konstatirte Ausnahme umgestossen würde, und sicher würde ein Laubblatt ein Laubblatt bleiben, auch wenn es terminal an einem Vegetationspunkt entstände, nur hört damit das letzte von der Entwicklungsgeschichte hergenommene Unterscheidungsmerkmal zwischen Blatt und Stamm auf. In der Blüthe aber wird, wie unten ausführlicher darzulegen sein wird, die Differenz von Blatt und Achse überhaupt vielfach verwischt, und andererseits wissen wir, dass die Sporangien (denn dies sind die Pollensäcke) bezüglich ihres Auftretens nicht an Blattorgane gebunden sind.

Es werden zur Stütze der Annahme terminaler Blätter auch Fälle angeführt, in denen ein Uebergang von seitlicher zu terminaler Organbildung stattfindet. Derartige Fälle finden sich in nicht seltenen Beispielen. In instruktiver Weise z. B. bei den Blüthen der Gräser. Ein Schema wird diesen Uebergang am besten erläutern. In Fig. 27 mögen A_1 A_1 A_2 einen Vegetationspunkt vorstellen, wobei es sich im Wesentlichen gleichbleibt, ob man sich darunter die grosse Scheitelzelle einer *Sphacelaria*, welcher die Figuren etwa entsprechen, denkt, oder den, von den Contouren umgrenzten Raum von einem Gerüste von Zellwänden ausgefüllt sein lässt, wie beim Vegetationspunkt der Angiospermen. Die Anlage eines Seitenastes werde dadurch eingeleitet, dass von der Scheitelzelle (wenn wir der Einfachheit halber diese zum Ausgangspunkt wählen), durch eine gebogene Wand ein Stück abgeschnitten wird, das nun zur Astanlage auswächst. Bei A ist diese Astanlage deutlich lateral, und es tritt dies um so deutlicher hervor, als, wenn dieselbe die durch die gestrichelte Contour angedeutete Grösse erreicht hat, auch die Sprossspitze selbst schon weiter gewachsen ist. In Fig. 27 A_1 greift die die Astanlage herausschneidende Wand dagegen bis an den Scheitel selbst hinauf. Hier kann unter Umständen die Ast- (oder Blatt-) etc. Anlage terminal erscheinen, dann nämlich, wenn sie sich kräftig entwickelt, während der nicht zur Astbildnng verwendete Theil sein Wachsthum einstellt, oder sehr verlangsamt, er wird dann von dem Aste zur Seite gedrängt. Wächst dieser Theil der Scheitelzelle dagegen nach der Astanlage kräftig weiter, so erscheint dieselbe ebenso wie bei A lateral, nur dass sie von Anfang an ein grösseres Areal des Vegetationspunktes beansprucht. In Fig. A_2 endlich ist die Anlage wirklich terminal, wobei es gleichgiltig erscheint, ob man sich die Wand, welche die Organbildung einleitet schief, wie dies in der Figur geschehen ist, oder quergestellt denkt. Selbstverständlich kann auch die lateral angelegte Astanlage von A den Scheitel zur Seite drängen. Alle diese Fälle, zwischen denen man sich leicht noch weitere Zwischenstufen construiren kann, finden sich realisirt in den Aehrchen der Gräser.[1]). Die Blüthen sind lateral in den meisten Fällen, und die Endblüthe



(B. 348.) Fig. 27.

Schema für den Uebergang von seitlicher in terminale Organanlage. V Vegetationspunkt.

---

[1]) Vergl. Zur Entwicklungsgeschichte einiger Inflorescenzen. PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Botan. Bd. XIV.

drängt den Aehrchenachselscheitel zur Seite, z. B. bei *Hordeum*, *Setaria;* die Blüthe von *Phalaris arundincaea* dagegen tritt unmittelbar am Scheitel selbst auf, sie ist von Anfang an am Ende der Aehrchen inserirt derart, dass der Scheitel der letzteren verflacht erscheint. Sie ist aber trotzdem nicht vollständig terminal, da nicht der ganze Scheitel zu ihrer Bildung verwendet wird, ein kleines Stück derselben bleibt übrig, und ist dann später, nachdem es noch etwas herangewachsen ist, als zur Seite gedrängtes Rudiment der Aehrchenachsenspitze kenntlich. Dieser Fall würde also mit Fig. 27 A_1 unseres Schemas übereinstimmen, bei anderen Gräsern wie *Anthoxanthum*, *Zea*, *Coix* sind die Blüthen wirklich terminal an der Aehrchenachse.

Es dürften diese Beispiele genügen, um zu zeigen, dass es Uebergänge von der normal seitlichen Organanlage zur terminalen am Vegetationspunkt giebt, und dass, wenn das nicht zur Organbildung verwendete Stück des Vegetationspunktes nach der Organanlegung sich langsam und wenig weiter entwickelt, es dann von Anfang an seitlich, die Organanlage aber terminal erscheinen wird; ob man die letztere dann terminal oder pseudoterminal nennen will, ist im Grunde ganz gleichgiltig, wenn man nur die Art und Weise der Organanlage selbst kennt, es giebt, wie oben gezeigt wurde, gewisse Fälle, die man unter die Kategorien terminal und lateral nicht ohne Weiteres subsumiren kann.

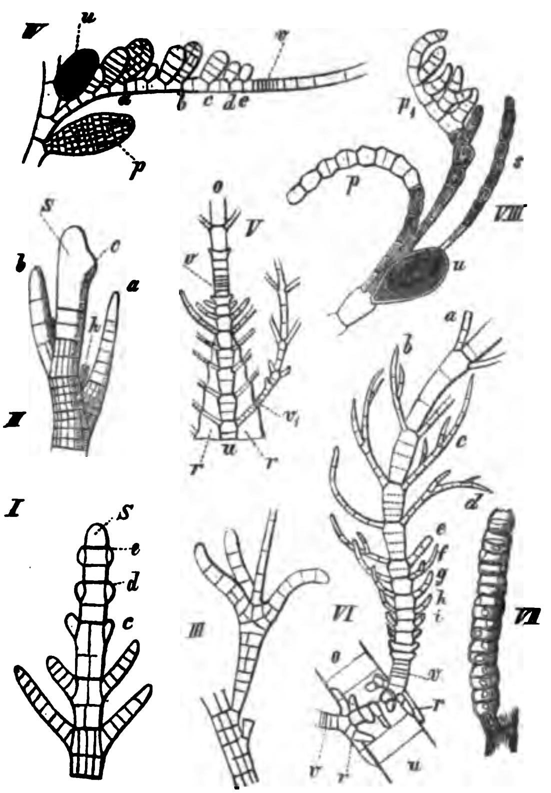
4. Entstehungsfolge der Organanlagen am Vegetationspunkt. Verfolgt man die Entstehungsfolge der Organanlagen z. B. der Blätter an dem Vegetationskegel einer dikotylen oder monokotylen Pflanze, so ergiebt sich, dass die jüngsten Organanlagen immer diejenigen sind, welche dem Vegetationspunkt zunächststehen. Die Entstehungsfolge ist also eine gegen den Scheitel hin gerichtete, eine Thatsache, welche man mit dem von NÄGELI und LEITGEB[1]) vorgeschlagenen Ausdruck »akropetal« bezeichnet. Diese Bezeichnung geht aus von dem bei den meisten Sprossen sich findenden Verhältniss, dass der Vegetationspunkt an der Spitze des Sprosses »apikal« liegt. Es ist dies zwar das häufigste, aber durchaus nicht allgemeine Vorkommen, es wurde oben ja eine ganze Reihe von Fällen angeführt, in denen der Vegetationspunkt interkalar, resp. basal liegt. Auch in diesen Fällen findet aber dieselbe Entstehungsfolge der Seitenorgane statt, auch hier stehen die jüngsten Organanlagen dem Vegetationspunkt am nächsten, bei interkalaren Vegetationspunkten können sie sogar nach zwei Richtungen hin entstehen, ähnlich wie vom Cambium der Dikotylen und Gymnospermen nach zwei Richtungen hin Zellen abgeschieden werden. Für solche Fälle passt der Ausdruck akropetal nicht, und ich habe deshalb die ganz allgemeine Bezeichnung der progressiven[2]) Entstehungsfolge vorgeschlagen, womit also ausgedrückt sein soll, dass neue Organanlagen gewöhnlich in gegen den Vegetationspunkt hin fortschreitender Reihenfolge entstehen, mag derselbe nun liegen, wo er will. Der progressiven Entstehungsfolge gegenüber steht die Bildung eingeschalteter, zwischen den vorhandenen auftretender Organanlagen, die interkalare Bildung von solchen.

Für beide Begriffe mögen einige Beispiele zur Erläuterung angeführt sein. Die progressive Entstehungsfolge bei apikalem Vegetationspunkt bedarf einer solchen nicht, wohl aber die bei interkalarem, resp. basalem Vegetationspunkt. Es wurden als hierhergehörig u. a. auch die Inflorescenzen von *Ficus* genannt. Der interkalare Vegetationspunkt, aus welchem der Blüthenbecher hervorgeht, hat die Gestalt eines Ringes. Oben auf dem Blüthenbecher sind die vor dem Auftreten des interkalaren Vegetationspunktes gebildeten Hüllblätter inserirt. Ausser diesen Blättern werden in der Röhre neue gebildet und zwar in gegen den Grund des Bechers fortschreitender Reihenfolge. In umgekehrter Richtung, aber ebenfalls gegen den interkalaren Vegetationspunkt hin fortschreitend, treten Blüthenanlagen auf, die ersten auf dem Grunde der becherförmigen Inflorescenzachse, die folgenden auf der Innenfläche derselben. In beiden Fällen ist die Entstehungsfolge dieselbe, nämlich eine progressive. Und ähnliches liesse sich auch von anderen Pflanzen mit interkalarem Vegetationspunkt anführen. So von den oben erwähnten Ectocarpeen (Fig. 28). An den Seitenzweigen von *Ectocarpus* liegt der Vegetationspunkt öfters basal: dann ist auch die Entstehungsfolge der Auszweigungen höheren Grades eine »basipetale«, die Hauptachsen dagegen haben einen interkalaren Vegetationspunkt, hier ist die Entstehungsfolge dann eine »akropetale.« Das Wesentliche in beiden Fällen wird aber durch die genannten Bezeichnungen offenbar nicht zum Ausdruck gebracht. Analoge Fälle liessen sich von manchen Blüthen anführen, wo die von der gewöhnlichen »akropetalen« Entstehungsfolge abweichende Anlegung der Blüthenblattgebilde ebenfalls auf das Vorhandensein interkalarer Vegetationszonen zurückzuführen ist. Auch bei den Blättern kommt bald »akropetale,« bald basipetale Reihenfolge der Auszweigungen vor, auch sind solche Fälle bekannt, in denen die Bildung der Seitenblättchen an einem Punkte des Blattes anhebt und von hier aus nach oben und unten fortschreitet. Gleiches

---

[1]) Entstehung und Wachsthum der Wurzeln von C. NÄGELI und H. LEITGEB in Beitr. zur wissenschaftl. Botanik, IV. Heft, pag. 77, Anm. »akropetal *(sit venia verbo)* und basipetal, nach dem Scheitel oder nach der Basis hin sich bewegend.«

[2]) Arbeit. d. botan. Instituts zu Würzburg. II. Bd. pag. 390.



(B. 349.) Fig. 28.

Vegetationspunkte von Phaeophyceen (nach FALKENBERG) I. u. II. Sphacelariaceen (*Chaetopteris plumosa* und *Stypocaulon scoparium*) mit terminalem, von einer Scheitelzelle (S) eingenommenem Vegetationspunkt. Die Organanlage geschieht bei *Chaetopteris* in den Segmenten, bei *Sphacelaria* in der Scheitelzelle selbst. IV, V, VI Phaeosporen mit interkalarem Vegetationspunkt (v), welcher kenntlich ist an den schmalen, in lebhafter Theilung begriffenen Zellen. IV Sporangientragender Ast von *Ectocarpus elegans:* Die Sporangien entstehen in »akropetaler« Reihenfolge, einzelne werden aber interkalirt. V Längsschnitt durch eine Thallusspitze von *Desmarestia ligulata,* der Zellenfaden u o wird von einer (nur im Umriss wiedergegebenen) aus Verwachsung dünner Zellfäden entstandenen Rinde umgeben. Fig. VI Langtriebstück (uo) von *Arthrocladia villosa* mit zwei seitlichen Kurztrieben, nur von dem rechts stehenden ist ein grösseres Stück gezeichnet. v Vegetationspunkt derselben. Die Auszweigungen entstehen in »basipetaler« Reihenfolge.

gilt für die Entstehungsfolge der Samenknospen auf den Placenten. Es kommt bei diesen Sprossungen begrenzten Wachsthums offenbar darauf an, welche Partie den embryonalen Charakter zuerst verliert. Die jüngsten Organanlagen finden sich an den Theilen, welche den embryonalen Charakter am längsten behalten.

Ist so die Entwicklungsfolge gewöhnlich eine progressive, so ist sie doch nicht immer an allen Partien eines Sprossvegetationspunktes eine gleichmässige. Sehen wir ab von den eigentlich dorsiventralen Sprossen, so sind hier zu nennen einige Inflorescenzen und Blüthen, bei welchen die Entwicklungsfolge auf verschiedenen Seiten des Vegetationspunktes eine ungleichmässige ist. Indem bezüglich der Blüthen auf den Abschnitt über Blüthenentwicklung verwiesen wird, seien hier nur für den ersteren Fall, für die Inflorescenzen[1]) Beispiele genannt. Ein sehr auffallendes bieten die Inflorescenzen von *Trifolium pratense*, dem Wiesenklee. Die Anlegungsfolge der Blüthen prägt sich hier schon in der Aufblühfolge derselben aus. Die dem Tragblatte der Inflorescenz zunächst stehenden Blüthen blühen zuerst auf, sie werden auch zuerst angelegt. Die Inflorescenzachse ist auf der dem Tragblatt gegenüberliegenden Seite, der Bauchseite, schon ganz mit Blüthenanlagen bedeckt, während die gegenüberliegende Seite, die Rückenseite noch ganz blüthenleer ist. Erst allmählich bedeckt auch sie sich mit Blüthenanlagen. Die Differenz beider Seiten ist auch hier schon vor dem Auftreten von Blüthen am Inflorescenzvegetationspunkt ausgeprägt, indem beide eine verschiedene Gestalt haben. (Genaueres a. a. O.) Schon derartige Fälle zeigen, dass die früher herrschende Annahme: neue Organe am Pflanzenkörper (resp. am Stamm der Cormophyten, um den es sich fast ausschliesslich handelte), bilden sich in der Reihenfolge, dass eine die successiven Sprossungen verbindende Linie die Hauptachse in einer Schraubenlinie umkreist (—es ist diese Annahme die SCHIMPER-BRAUN'sche Spiraltheorie) der Begründung entbehrt[2]), wie dies auch schon aus dem Vorhandensein zahlreicher dorsiventral verzweigter Pflanzen hervorgeht.

Interkalirte Organanlagen sind bei den Thallophyten häufiger als bei den höheren Pflanzen. Bei zahlreichen Algen, z. B. den erwähnten *Ectocarpus*-Arten treten zwischen den progressiv entstandenen Auszweigungen neue, interkalirte auf (Fig. 28), je differenzirter aber der Pflanzenkörper wird, desto mehr wird auch die Regel der progressiven Organanlage festgehalten. Doch finden wir interkalirte Sprossanlagen z. B. bei den Samenpflanzen nicht selten bei den zu Reproduktionszwecken umgebildeten Sprossen, bei welchen das Auftreten der Organanlagen überhaupt vielfach ein anderes ist, als bei den vegetativen Sprossen. Interkalirung von Blüthenanlagen findet sich z. B. bei den höchst eigenthümlich ausgebildeten Inflorescenzen von *Dorstenia*[3]), welche platte »Kuchen« bilden auf deren Oberseite die Blüthen stehen. Zwischen den progressiv eingelegten Blüthen werden hier neue eingeschaltet ohne Regelmässigkeit, je nachdem durch das Wachsthum der Inflorescenzachse Raum geschafft wird. Und in eigenthümlicher Weise tritt ein analoger Vorgang bei den Inflorescenzen von *Typha* auf. Die Inflorescenz hat hier einen oberen Theil, welcher männliche, und einen unteren, welcher weibliche Blüthen trägt. Den letzteren findet man öfters, nachdem er schon mehrere Centim. lang geworden ist, und die männlichen Blüthen schon die Anlagen der einzelnen Staubblätter erkennen lassen, völlig frei von seitlichen Organen. Treten dann die letzteren auf, so entstehen sie von oben nach unten, also »basipetal«, ähnlich wie die Auszweigungen vieler Blätter. Der Unterschied den vegetativen Sprossen gegenüber besteht hier, wie in anderen Fällen darin, dass bei den ersteren der Vegetationspunkt in einer stetigen Vorwärtsbewegung begriffen ist, die Verhältnisse am Spross bleiben sich von den älteren Theilen gegen den Vegetationspunkt hin im Wesentlichen gleich, während Blüthen, Blätter, Inflorescenzen etc. Gebilde begrenzten Wachsthums sind, bestimmt nach kurzer Zeit in den Dauerzustand überzugehen, was nicht immer in gegen den Vegetationspunkt hin fortschreitender Reihenfolge geschieht. Weitere Beispiele für die Interkalirung werden bei Besprechung der Blüthenentwicklung angeführt werden.

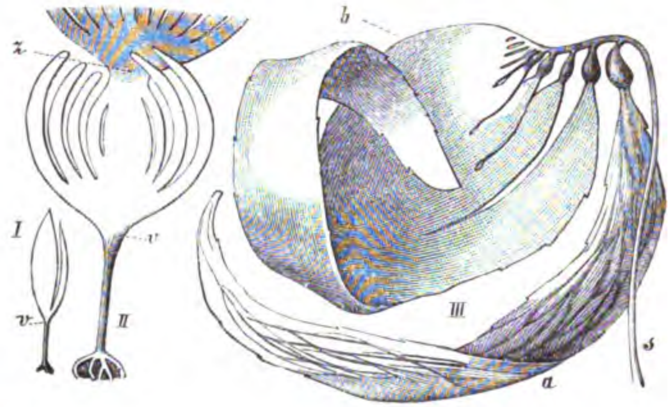
---

[1]) Ueber die Verzweigung etc. pag. 405.

[2]) Ein Eingehen auf die Anordnung und das Zustandekommen der Stellungsverhältnisse im Einzelnen liegt ausserhalb des Planes dieser Arbeit.

[3]) Ueber die Verzweigung etc. pag. 381.

Ehe auf die Art der Verzweigung näher eingegangen wird, ist hier noch hervorzuheben, dass nicht alle Verzweigung auf der Anlage von Seitensprossungen an einem Vegetationspunkt beruht. Wir sehen z. B. bei den Palmen grosse, »zusammengesetzte« Blätter der mannigfaltigsten Form, gefiederte, handförmig getheilte etc. auftreten, wir finden bei *Macrocystis*-Arten (Fig. 29) an einer strickartigen Achse zahlreiche charakteristisch geformte »Blätter« sitzen. Die Seitenblättchen eines gefiederten Palmblattes, ebenso die Blätter von *Macrocystis* werden aber nicht als gesonderte Sprossungen am Vegetationspunkt des Hauptblattes oder des *Macrocystis*-Thallus angelegt, sondern entstehen durch Zertheilung einer ursprünglich einheitlichen Fläche, eine Zertheilung, die nicht wie dies manchmal geschieht als eine Zerreissung betrachtet werden darf, sondern, wenigstens bei den Palmblättern auf einem — nicht grobmechanischen — Trennungsprozess, der oft mit dem Absterben bestimmter Partien verbunden ist, beruht.



(B. 350.) Fig. 29.

I junges Exemplar, II älteres von *Laminaria Cloustoni.* Der flache obere Theil des Thallus ist ursprünglich eine einfache, zusammenhängende Zellfläche, welche sich später in einzelne Lappen spaltet. III Ungetheilte Thallusspitze von *Macrocystis pyrifera.* Durch successive auftretende Spalten bildet sie Stengel (s) und blattartige (b) Bildungen, die letzteren sind am Rande gezähnt und haben unten eine »Blase.« (I und II nach HARVEY, III nach HOOKER.)

5. Verzweigungsmodus. Es wurde oben als Eigenthümlichkeit des Vegetationspunktes hervorgehoben, dass von ihm die normale Organbildung ausgeht, die entweder eine Verzweigung, d. h. die Bildung gleichartiger Seitenorgane, also von Theilblättern an Blättern, von Seitenzweigen an Sprossen von Nebenwurzeln oder Wurzeln oder eine Neubildung, d. h. Produktion ungleichnamiger Organe, also z. B. von Blättern an Sprossvegetationspunkten ist. Hier haben wir es nur mit der ersten Kategorie, mit der Verzweigung zu thun, die hierbei stattfindenden Vorgänge lassen sich ganz allgemein behandeln,

gleichgiltig ob es sich um die Verzweigung thalloser Sprosse oder die von beblätterten Sprossen, Blättern oder Wurzeln handelt.

So mannigfaltig auch die weitere Ausbildung der Organsysteme ist, welche durch Verzweigung am Vegetationspunkt angelegt werden, so lässt sich die Art und Weise der letzteren doch auf zwei Kategorien zurückführen, welche, wie wohl kaum ausdrücklich betont zu werden braucht, durch Uebergänge mit einander verbunden sind, so dass eine scharfe Abgrenzung nicht möglich ist: die Verzweigung ist entweder eine dichotome oder eine seitliche. Bei der dichotomen (oder gabeligen) Verzweigung hört das Wachsthum des Scheitels in der bisherigen Richtung auf und wird übernommen von zwei in divergenten Richtungen weiterwachsenden Seitensprossen, zu deren Bildung meist der ganze bisherige Scheitel aufgebraucht wird;[1] bei der seitlichen Verzweigung dagegen treten die Auszweigungen unterhalb des in seiner bisherigen Richtung zunächst weiter wachsenden Scheitels auf.

a) Dichotome Verzweigung. Am übersichtlichsten ist die dichotome Verzweigung in dem Scheitel der seit NAEGELI's Untersuchungen zu einem klassischen Beispiel gewordenen *Dictyota dichotoma*, einer Meeresalge, mit bandförmigem, gabelig verzweigtem Thallus, dessen Scheitel eingenommen wird von einer, durch zwei flach gewölbte Wände begrenzten Scheitelzelle, von welcher durch Antiklinen (Querwände) Segmente abgeschnitten werden (vergl. Fig. 30 A). Die Gabelung wird dadurch eingeleitet, dass in dieser Scheitelzelle eine sie halbirende, den gewölbten Wänden rechtwinklig aufgesetzte Theilungswand auftritt; jede der beiden so entstandenen Zellen ist nun die Scheitelzelle eines Gabelsprosses, an welcher sich nach einiger Zeit derselbe Vorgang wiederholt. In etwas anderer Weise wird dasselbe Resultat erzielt bei *Cladostephus*, dessen ziemlich hoch differenzirte cylindrische Sprosse in einer grossen Scheitelzelle endigen. Die Dichotomie erfolgt hier nicht durch eine symmetrisch halbirende Theilungswand der Scheitel-

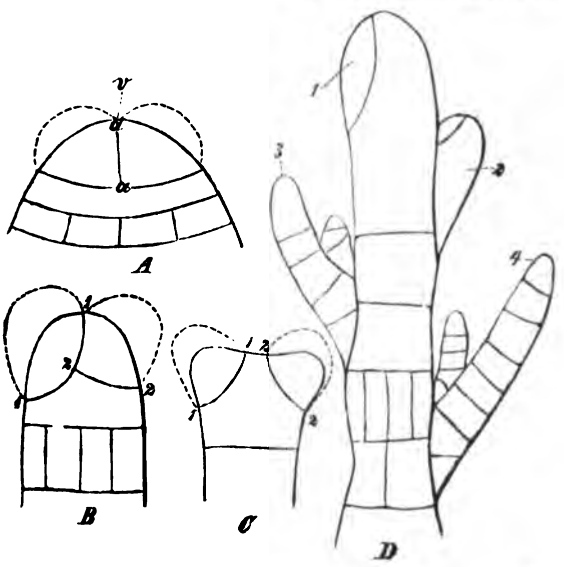


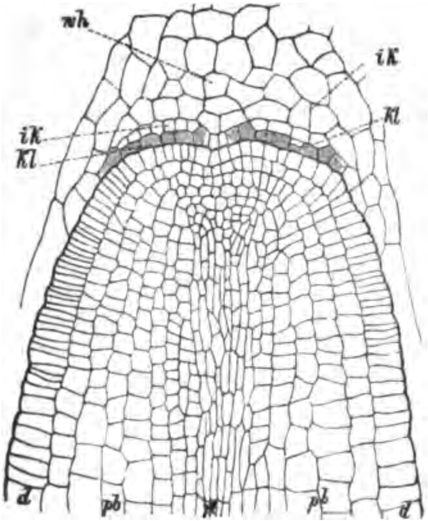
Fig. 30. (B. 351.)

A—C Schema für verschiedene Arten der Dichotomie (z. B. A. *Dictyota*, B, C *Cladostephus*, D *Halopteris filicina*, Sprossscheitel. Die Aeste werden in der Scheitelzelle selbst angelegt, die die Astanlage herausscheidende Wand reicht bis zum Scheitel selbst (B und D nach PRINGSHEIM.)

---

[1] Es kann sich dabei auch der bisherige Scheitel selbst wie ein Seitenspross verhalten, ohne dass er von dem Seitensprosse zur Seite gedrängt würde. So bei den thallosen Lebermoosen. Ebenso wie eine Dichotomie kann natürlich auch eine Polytomie entstehen. Was die Definition von Dichotomie betrifft, so scheint es mir ziemlich gleichgiltig, ob man diese oder jene Verzweigungsart unter diesem Begriff subsumiren will, oder nicht — die Hauptsache ist, dass man das Zustandekommen der Verzweigung und die Beziehungen derselben zum Gesammtaufbau des betreffenden Pflanzenkörpers kennt.

zelle, sondern durch Auftreten einer uhrglasförmig gebogenen Wand an der Spitze derselben (Fig. 30 B), der sich eine zweite entgegengesetzt gerichtete aufsetzt, die beiden so angelegten Zellen sind die Scheitelzellen je eines Gabelsprosses. Wäre die erstauftretende Wand etwas weiter nach unten gerückt, wie dies bei manchen Sphacelarieen (zu denen *Cladostephus* gehört) geschieht und würde die Scheitelzelle des Hauptsprosses in ihrer bisherigen Richtung weiter wachsen, so würde statt der gabeligen eine seitliche Verzweigung eintreten, wie in Fig. 30 D. Eine dichotome Verzweigung findet sich noch bei einer Anzahl anderer Thallophyten, z. B. *Fucus*, bei höheren Pflanzen ist sie seltener. Ein exquisites Beispiel liefern die Wurzeln der Isoëten und Lycopodien; Fig. 31 zeigt einen medianen Längsschnitt einer in Gabelung begriffenen Wurzel von *Lycopodium inundatum* (vergl. Bd. I. pag. 250). Bezüglich der Einzelheiten derselben sei hier auf die Darstellung im 1. Bande dieses Handbuches verwiesen. Bei den Sprossen von *Lycopodium* ist die Verzweigung theils eine monopodiale, theils eine dichotomische, es finden sich hier Grenzfälle, die mehrfach die Anwendung der beiden Kategorien zweifelhaft machen, namentlich dann, wenn ein unterhalb des Scheitels, also seitlich angelegter Spross den Hauptspross zur Seite drängt, und eben so kräftig wie dieser sich entwickelt, ein bei den Selaginellen sehr häufiger Fall. Monopodial ist die Verzweigung z. B. bei den vegetativen Sprossen von *L. clavatum*, *annotinum* und *inundatum;* bei *L. clavatum* z. B. erscheint unterhalb des fortwachsenden Scheitels der Hauptachse die Zweiganlage als Protuberanz, welche bedeutend kleiner ist, als die Sprossspitze der Hauptachse. Am Aehrenstiel von *Lycopodium alpinum* dagegen tritt eine Gabelung auf; der Vegetationskegel wird durch zwei, rechts und links von ihm entstehende neue Vegetationspunkte verbreitert, und hört dann zu wachsen auf; es wird, während die beiden Seitensprosse gabelig fortwachsen, der Scheitel des Muttersprosses ganz unterdrückt, ein Fall also, der unserem Schema Fig. 30 C entspricht. Auch von hier aus lassen sich natürlich alle Uebergänge denken bis zu dem Falle, wo der Vegetationspunkt



(B. 352.) Fig. 31.

Medianer Längsschnitt einer in Gabelung begriffenen Wurzel von *Lycopodium inundatum* in der Dichotomieebene. wh Wurzelhaube, kl Kalyptrogen, pl Plerom, pb Periblem. Vgr. 165. (Nach Bruchmann.)

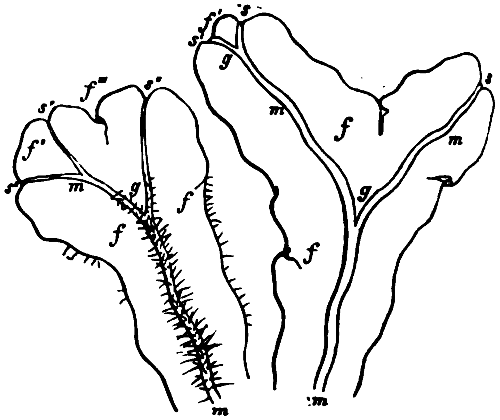


Fig. 32. (B. 353.)

Thallus von *Metzgeria furcata* (nach Sachs) etwa 10 mal vergr. Rechts von der Ober- (Rückseite) links von der Unter- (Bauch-) Seite aus gesehen. m Mittelnerv, s, s', s'' Scheitelregionen der Sprosse, f einschichtiger Theil des Thallus; f', f'', f''' Mittellappen der Gabelsprosse.

der Hautachse nach Anlegung zweier Seitenzweige verkümmert, und diese, obwohl seitlich angelegt, sich nun als Gabelzweige entwickeln, die aber dem Gesagten zu Folge nicht aus einer »echten« Gabelung hervorgegangen sind. Bei den Samenpflanzen scheint Dichotomie in der vegetativen Region nur sehr selten vorzukommen,[1] wohl aber bei der Inflorescenz- und Blüthenentwicklung, eine wiederholte Dichotomie findet z. B. wie Warming gezeigt hat, bei der Entwicklung der verzweigten Staubblätter von *Ricinus communis* statt, auch die Entwicklung der Inflorescenz von *Valeriana* dürfte auf Gabelung beruhen.

Eine eigenthümliche Form der Dichotomie, welche zum Schlusse hier noch erwähnt sein mag, findet sich bei den thallosen Lebermoosen, deren Vegetationskörper in manchen Fällen eine so ausgesprochen gabelige Verzweigung zeigt, dass darnach sogar Speciesbenennungen gebildet worden sind (*Metzgeria furcata* Fig. 32). Der nähere Vorgang wird durch die der Jungermanniee *Aneura multifida* entnommene Fig. 33 veranschaulicht. Der Vegetationspunkt derselben besitzt eine »zweischneidige« Scheitelzelle (v, v_1, v_2). Wenn sich der Scheitel zur Verzweigung anschickt, so verbreitert er sich zunächst, und dann bildet sich eine neue Scheitelzelle in der Nähe der alten, womit der Vegetationspunkt eines neuen Sprosses constituirt ist. Nun sprosst aus der Mitte des verbreiterten Vegetationspunktes, zwischen den beiden Scheitelzellen eine Gewebepartie hervor, der sogenannte Mittellappen (M_1, M_2 Fig. 33; f, f_1, f_2 Fig. 32), der nun die beiden neuen Scheitel von einander trennt. In Fig. 33 sind sogar drei Vegetationspunkte zu sehen, da der Spross sich kurz hinter einander zweimal gegabelt hat, der Mittellappen M_2 ist eben in der Bildung begriffen. Dieser Mittellappen vereinigt in sich die Anfänge der einander zugekehrten Seitenränder der beiden Tochtersprosse, welche bei weiterem Wachsthum sich von einander trennen. Wenn die Gabelsprosse länger werden, so erscheint der untere Theil des Mittellappens als einspringender Rand der Gabelungsstelle (vergl. *Metzgeria* Fig. 32), da die Gabelsprosse hier ihrer Entstehung nach zusammenhängen; ähnliche, nur etwas anders gestaltete Mittelstücke, durch welche die Gabelsprosse zusammenhängen, kommen übrigens auch in andern Fällen vor. Die thallosen Lebermoose[2] bieten auch

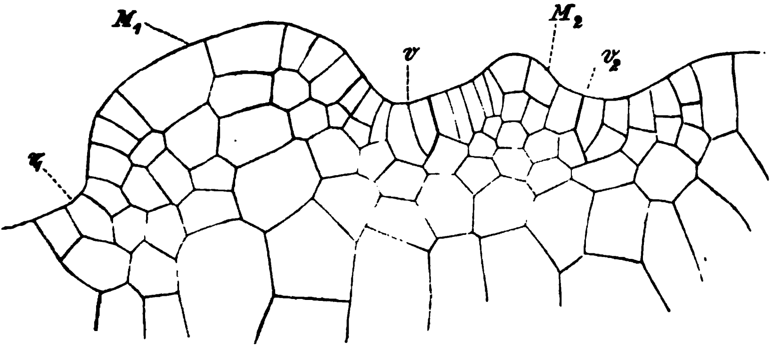


Fig. 33. (B. 354.)

Scheitel eines in Theilung resp. Verzweigung begriffenen Thallus von *Aneura multifida*. (Einstellung auf die Mittelebene) v, v_1, v_2 Scheitelzellen der betreffenden Sprosse. M_1 und M_2 Mittellappen.

---

[1] Ein Beispiel bieten nach Warming z. B. die Ranken von *Vitis vulpina*, ein Fall, der aber deutlich seine Beziehungen zur seitlichen, axillaren Verzweigung verräth, da einer der Rankenzweige ein Stützblatt hat.

[2] Es ist klar, dass man die Dichotomie derselben auch als eine »unechte« auffassen könnte, insofern als nicht wie bei *Dictyota* u. a. die Scheitelzelle selbst sich in zwei gleichmässige, den

instruktive Beispiele dafür, in wie verschiedener Weise ein dichotom angelegtes Verzweigungssystem sich ausbilden kann. Bei *Metzgeria furcata* verhalten sich die beiden Gabelsprosse auch in ihrer weiteren Ausbildung annähernd gleich, *Metzgeria pubescens* besitzt eine Hauptachse mit Seitensprossen, die sich weniger entwickeln, als der Hauptspross, obwohl sie am Scheitel ganz ähnlich angelegt sind, wie die von *Metzgeria furcata.*

b) Die seitliche Verzweigung ist, wie oben hervorgehoben, durch vielfache Uebergänge mit der gabeligen verknüpft. Das Wesentliche derselben besteht darin, dass unterhalb des fortwachsenden Scheitels neue Auszweigungen hervortreten, deren Wachsthumsrichtung selbstverständlich mit der des primären Vegetationspunktes einen Winkel macht. Die von PRINGSHEIM und HOFMEISTER[1]) vertretene Anschauung, dass jede in der Region des Vegetationspunktes erfolgte Anlegung seitlicher Achsen als eine Theilung der nackten, die jüngsten Blattanlagen überragenden Stengelspitze aufgefasst werden könne, ist in dieser Allgemeinheit durchaus unhaltbar, wie der Vorgang der axillären Verzweigung in der vegetativen Region der Sprosse der Samenpflanzen zeigt, sie ist nur insofern richtig, als es, wie oben wiederholt hervorgehoben wurde, allerdings Uebergänge von der Gabelung des Vegetationspunkts zur seitlichen Verzweigung derselben giebt. — Behält nun der Vegetationspunkt des Hauptsprosses (dasselbe gilt aber auch für die Verzweigung der Blätter, Wurzeln etc.) seine Wachsthumsrichtung bei, so erscheint er als Fussstück (Podium), auf welchem die Seitensprosse inserirt sind, oder als Monopodium, die Verzweigung heisst eine monopodiale im Gegensatz zur sympodialen. Diese kommt zu Stande, wenn der Gipfel des Hauptsprosses sein Wachsthum einstellt, und durch stärkeres Wachsthum eines Seitensprosses, der sich nun in die Verlängerung des unter dem Gipfel des Hauptsprosses liegenden Stückes derselben stellt, zur Seite gedrängt wird. Dieser Vorgang kann sich mehrmals wiederholen, man erhält dann einen scheinbar einheitlichen Hauptspross, an dem Seitensprosse entspringen, der Hauptspross ist aber in Wirklichkeit zusammengesetzt aus verschiedenen, ungleichwerthigen Stücken, er ist ein Sympodium. Sehr klare Beispiele dafür liefern einige Thallophyten, von welchen *Plocamium coccineum* (Fig. 14) als Beispiel hervorgehoben sein mag. Die scheinbar einheitliche Hauptachse Ax ist ein Sympodium. A_1 bezeichnet den Gipfel des ursprünglichen Haupttriebes, der aber seim Wachsthum eingestellt hat, und durch den Seitentrieb A_2 zur Seite gedrängt ist. Der oberste (der in einer Reihe stehenden) Aeste von Ax, A_3 drängt A_2 zur Seite, ebenso A_4 A_3, A_5 A_4 und A_5, welches jetzt noch den Abschluss des Sprosssystemes bildet, wird durch A_6 ersetzt werden. Die unteren Stücke aller dieser verschiedenen Sprosse setzen die sympodiale Achse Ax zusammen. Warum der jeweilige Hauptspross hier sein Wachsthum einstellt, dafür ist nicht der mindeste Grund bekannt.

Einen ganz ähnlichen Vorgang finden wir bei manchen Holzgewächsen, welche die Eigenthümlichkeit zeigen, dass der Gipfel des Hauptsprosses in jedem Jahre verkümmert. Der der Gipfelknospe nächststehende Seitentrieb übernimmt

---

Ausgangspunkt von zwei Gabelsprossen bildende Zellen theilt, sondern ein neuer Scheitel neben dem alten entsteht. Allein die alte Scheitelzelle selbst repräsentirt bei der Gabelung den Scheitel einer neuen Wachstumsrichtung und in Wirklichkeit sind also auch hier aus dem alten Scheitel zwei neue mit divergirenden Wachstumsrichtungen hervorgegangen, worin ich mit SACHS (Lehrbuch, IV. Aufl., Pag. 181. Anm.) das für die Dichotomie Wesentliches sehe.

[1]) Allg. Morphol. pag. 414, wo auch der betr. Passus aus PRINGSHEIM citirt ist.

nun im nächsten Jahre die Eigenschaften einer Hauptachse: er stellt sich in die Verlängerung derselben und bildet sich eben so kräftig aus, wie sie. So ist es z. B. bei der Linde, deren Hauptstamm ein Sympodium darstellt, ferner bei Weiden, Hainbuchen, Kastanien u. a.[1]) Es wird in diesen Fällen die Sympodienbildung dadurch hervorgerufen, dass die Gipfelknospe ihr Wachsthum einstellt und verkümmert. Sie kann aber auch künstlich veranlasst werden. Zerstört man bei der Kiefer den Gipfeltrieb, so wird einer der obersten Wirteläste zum Gipfeltrieb, der sich in die Verlängerung der bisherigen Hauptachse stellt. In anderen Fällen findet das Wachsthum der Hauptachse ihren Abschluss durch Blüthen- oder Inflorescenzbildung, und der dem Gipfel nächststehende Seitentrieb übernimmt nun die Fortsetzung der Hauptachse. So sind z. B. die unterirdisch kriechenden Stämme (Rhizome) von *Convallaria multiflora* und *polygonatum* zusammengesetzt aus Sprossketten verschiedenen Alters, welche die aneinandergereihten hinteren Stücke von Sprossen vorstellen, deren oberer Theil über die Erde getreten war, Blüthen producirte und nun abstarb, während ein Seitentrieb sich in die Verlängerung der Rhizomachse stellte, um im nächsten Jahre ebenfalls zu blühen und einen das Rhizom fortsetzenden Seitentrieb zu produciren. Man findet kräftige Rhizome, die aus mehr als zehn an einander gereihten, successiven Jahrgängen angehörigen Sprossstücken bestehen.[2])

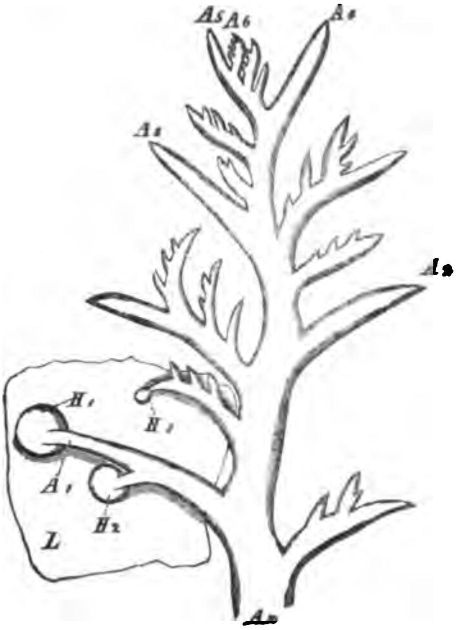


Fig. 34. (B 355.)
Oberer Theil eines sympodialen Sprossensystems von *Plocamium coccineum*.

Für den Gesammthabitus der Pflanzen ist die Differenz von monopodialer und sympodialer Verzweigung gewöhnlich ganz gleichgiltig, es tritt meist erst bei eingehenderer Untersuchung hervor, mit welcher Verzweigungsart man es zu thun hat. Es ist übrigens klar, dass Sympodien auch aus dichotomer Verzweigung hervorgehen können, dann nämlich, wenn bei jeder Gabelung sich ein Ast stärker entwickelt, als der andere, es kommt dann eine sympodiale Achse zu Stande, an der die schwächeren Gabeläste als Seitensprosse erscheinen.

Auf die Besprechung der verschiedenen Ausbildungsformen der monopodial angelegten Verzweigungssysteme, Ausbildungsformen, die in zwei Kategorien, die der racemösen und cymösen Verzweigungen zerfallen, mag hier nicht näher eingegangen werden, da dieselben in jedem Lehrbuche ausführlich besprochen zu werden pflegen.

Dagegen erheischen die Beziehungen der Verzweigung der Sprosse zur Blattbildung hier noch eine Erwähnung.

---

[1]) Vgl. darüber: WIGAND, der Baum. pag. 136 ff.

[2]) Vgl. IRMISCH, Knollen und Zwiebelgewächse. pag. 179.

Bei radiär gebauten Sprossen höherer Pflanzen ist die Verzweigung meistens eine axilläre, d. h. die Seitensprosse stehen in den Achseln der Blätter. Die Beziehungen der Blätter zu ihren Achselsprossen sind namentlich durch WARMING's eingehende Untersuchungen klargelegt worden.[1] In der vegetativen Region entsteht das Blatt in der Regel viel früher als seine Achselknospe. Es tritt dies besonders deutlich hervor bei Sprossen mit dekussirten Blättern, wie *Aesculus*, *Syringa*, *Lonicera* etc., man findet hier 1—4 Blattpaare oberhalb der Blätter, in deren Achsel die ersten Entwicklungstadien eines Achselsprosses sichtbar sind. Auch bei manchen Inflorescenzen (z. B. bei *Amorpha*, *Salix*) findet man die dem Vegetationspunkt nächsten Blätter noch ohne Achselknospen, allein häufiger ist in der Blüthenregion der Fall, dass die Achselknospen so früh nach Bildung ihrer Stützblätter sich entwickeln, dass sie die dem Vegetationspunkt am nächsten stehenden Seitensprossungen sind, also keine Blattanlagen über ihnen stehen, sei es nun, dass die Achselknospe unmittelbar nach ihrem Stützblatt (*Plantago*, *Orchis*, *Epipactis*) oder gleichzeitig mit diesem (Gramineen, *Cytisus Laburnum*, *Trifolium*, *Orchis mascula*. *Plantago*) oder vor ihm (*Brassica oleracea var. botrytis* und andere Cruciferen, Umbelliferen etc.) entstehen. Endlich kommt es auch vor, dass Seitenknospen gebildet werden, ohne dass von einem Stützblatte derselben auch nur eine Spur aufträte, so bei vielen Cruciferen, Compositen (wie *Inula*), Gramineen wie *Secale cereale* (im oberen Theil der Inflorescenz) u. a. Es findet also in der Blüthenregion eine Beschleunigung in der Seitenspressbildung statt, welche vielfach verknüpft ist mit einer Reduktion in der Bildung der Stützblätter, welche bis zum völligen Verschwinden derselben geht. Diese Reduktion lässt sich oft an einer und derselben Inflorescenz von unten nach oben verfolgen, so bei den Gramineen. Die Stützblätter der Inflorescenzzweige sind hier im unteren Theile der Inflorescenz noch am meisten entwickelt, wenn sie auch über die Form von kurzen, scheidenartigen Primordialblättern oder Wülsten nicht hinausgehen, während sie im oberen Theile nur noch bei der ersten Anlegung der Seitenzweige wahrnehmbar sind, eine weitere Entwicklung aber nicht erreichen, oder, wie bei *Secale cereale* sogar ganz fehlen. Aehnliches gilt für *Sisymbrium*, wo ebenfalls die an der Basis der Inflorescenz noch stattfindende Stützblattbildung weiter hinauf vollständig erlischt. Ebenso haben die äusseren Blätter in den Dolden mancher Umbelliferen noch Stützblätter, die inneren nicht. Hier wie in anderen Fällen wird der Schutz der Blüthenknospen auf andere Weise erreicht, bei den Umbelliferen z. B. durch die dicht gedrängte Stellung derselben. Die Seitensprosse, welchen die Stützblätter fehlen, haben aber keine andere Entstehung als die, bei welchen jene vorhanden sind, sie entstehen nicht, wie dies früher theilweise angenommen wurde, durch Theilung des Vegetationspunktes der Hauptachse.

Der Ausdruck, ein Seitenspross stehe in der »Achsel« des Stützblattes giebt das Verhältniss beider nur in ganz allgemeiner Bezeichnung. Die genetischen Beziehungen dieser Organe sind ebenfalls von WARMING (a. a. O. pag. XIV ff.) genauer präcisirt worden. Es finden sich hier zwei Extreme. Die Achselsprosse können sich entweder ganz oder zum grössten Theil aus der Basis der Stützblätter entwickeln. (*Amorpha*, *Salix nigricans*, *Sedum Fabaria*, *Hippuris*), oder das Stützblatt entsteht nach seiner Achselknospe und auf dieser, so jedenfalls in vielen Inflorescenzen, z. B. bei *Anthemis, Sisymbrium,* den Umbelliferen. In anderen Fällen (Inflorescenzen mehrerer Cruciferen, Gramineen, Papilionaceen etc.) geht das Stützblatt wenigstens grösstentheils aus der Basis der Achselknospe, die vor dem Stützblatt auftritt, hervor, es hat dann den Anschein, als theile sich eine am Vegetationspunkt der Hauptachse entstandene Organanlage in zwei Organe: Achselknospe und Stützblatt, in Wirklichkeit aber liegt hier weder eine »congenitale Verwachsung« von Achselknospe und Stützblatt, noch eine Theilung vor, sondern das Stützblatt entwickelt sich eben erst nach der Achselknospe, und aus derselben, wobei aber, da die Achselknospe selbstverständlich continuirlich in das Gewebe des Stammvegetationspunktes übergeht, auch Zellgruppen des letzteren (unterhalb der Achselknospe) sich noch an der Bildung des Stützblattes betheiligen können. Achselknospe und Stützblatt hängen also an ihrer Basis, anfänglich wenigstens, mehr oder weniger innig zusammen. Dieser Zusammenhang wird ein relativ unbedeutender sein, wenn die Achselknospe oberhalb des Stützblattes hauptsächlich aus dem Gewebe des Stengelvegetationspunktes allein entspringt, ein ausgedehnterer, wenn sich Gewebe des Stützblattes in grösserer Ausdehnung an der Bildung der Achselknospen betheiligt, oder das Stützblatt erst aus jener hervorsprosst. Ersteres ist z. B. der Fall bei der Seitensprossbildung von *Phaseolus multiflorus* (vergl. die Fig. 113 pag. 150 in Sachs, Lehrbuch der Botanik, IV. Aufl.) wo eine, unmittelbar über der Stützblattbasis gelegene Zellgruppe des Stammvegetationspunktes es ist, aus der der Seitenspross hervorgeht. Es zeigt sich die Thatsache, dass zwischen Achselspross und Stützblatt ein direkter Zusammenhang nicht nothwendig stattfinden muss, ferner auch darin, dass beide im fertigen Zustand oft durch ein bedeutendes Stengelstück der Hauptachse von einander getrennt sind, so dass es den Anschein gewinnt, als entspringe der betreffende Seitenspross ohne Stützblatt aus dem Hauptstengel. Es kommt diese sogenannte »Verschiebung« der Achselknospen dadurch zu Stande, dass die Geweberegion zwischen Stützblatt und Achselknospe nachträglich noch eine mehr oder weniger bedeutende Verlängerung erfährt. So ist es z. B. in den Inflorescenzen von *Sparganium ramosum*: die Inflorescenzzweige stehen im Jugendzustand der Inflorescenz dicht über ihren Stützblättern, im unteren Theile der fertigen Inflorescenz mehrere Centimeter weit oberhalb derselben. Dagegen wird ein »Hinaufwachsen des Deckblattes auf seinen Achselspross« stattfinden, wenn die dem Deckblatt und Achselspross gemeinsame Geweberegion an der Basis beider sich stark verlängert, und so Deckblatt und Achselspross emporhebt, wobei dann das Deckblatt natürlich ein Stück weit auf den Achselspross hinaufgerückt erscheint. Es werden durch diesen Vorgang scheinbar abweichende Insertionsverhältnisse der Seitensprosse erklärt, so z. B. bei *Thesium ebracteatum* und namentlich den Solaneen, bezüglich welcher hier nur auf die ausführliche Erörterung bei Eichler, Blüthendiagramme, I. Bd. pag. 199, verwiesen werden kann, wo auch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, namentlich die Warming's, angeführt sind; auch auf die bekannte eigenthümliche Combination der Inflorescenzen von *Tilia* mit dem einen ihrer Vorblätter kann hier, da es an Raum mangelt, um diese Verhältnisse eingehender zu besprechen, nur hingewiesen sein. Andere Fälle von extraaxillärer Verzweigung, erklären sich durch das Zurseitedrängen des Gipfelsprosses durch einen axillären Seitenspross. Ein sehr leicht zu beobachtendes Beispiel dieser Art bieten die blühenden Phytolaccasprosse. Die älteren Inflorescenzen entspringen scheinbar extraaxillär, einem Blatte gegenüber aus dem Hauptspross, allein man überzeugt sich durch

---

[1] WARMING, forgreningsforhold hos Fanerogamerne (Vidensk. Selsk. Skr. 1872), pag. VIII des franz. Résumés.

Betrachtung des Sprossgipfels leicht, dass die Inflorescenzen terminal sind, und durch einen axillaren, dann scheinbar die Fortsetzung der Hauptachse bildenden Seitenspross zur Seite gedrängt werden, und ähnliche Beispiele liessen sich noch in Mehrzahl aufführen.

Gelingt es so, viele scheinbar abweichende Fälle von anscheinend extraaxillärer Verzweigung auf axilläre zurückzuführen, so sind wir doch nicht berechtigt, die axilläre Verzweigung als die einzig gesetzmässige zu betrachten, und alle von ihr abweichenden Verzweigungsarten durch Annahme von Verschiebungen etc. auf sie zurückzuführen. Schon bei radiären Sprossen existiren extraaxilläre Zweige, von denen aber nur einige Beispiele angeführt werden sollen. Mit zu den berühmtesten gehören die Ranken von *Vitis* und *Ampelopsis*, von denen es keinem Zweifel unterliegen kann, dass sie metamorphe Sprosse darstellen, wie dies schon aus dem Auftreten von Blättern und (zuweilen) Blüthen an ihnen hervorgeht. Die Ranken sind stets blattgegenständig, und zeigen eine ganz regelmässige Stellung in der Art, dass je auf zwei rankentragende Knoten ein rankenloser folgt. Um auch dies Verzweigungsverhältniss auf die axilläre Verzweigung zurückzuführen, wird vielfach angenommen, dass hier ein ähnliches Verhältniss vorliege, wie es oben für *Phytolacca* erwähnt wurde, dass nämlich die Ranken eigentlich die Sprossspitzen darstellen, welche durch einen kräftig sich entwickelnden axillären Seitenspross zur Seite gedrängt werden, in der Weise also, dass die ganze rankentragende Rebe ein Sympodium darstellt, bei welchem die jeweiligen zur Seite gedrängten Spitzen der relativen Hauptachsen zu Ranken umgebildet sind, ein Verhältniss, das wir direkt parallelisiren können mit dem oben für *Plocamium coccineum* geschilderten, wo die zur Seite gedrängten Hauptsprosse sich ebenfalls theilweise zu Haftorganen ausbilden (vergl. Fig. 34). Allein die Entwicklungsgeschichte die von zahlreichen Forschern untersucht ist[1]) führt zu einem andern Resultate. Sie zeigt, dass die Ranke nicht (wie es nach der eben angeführten Theorie zu erwarten stünde), bei ihrem Sichtbarwerden die Fortsetzung des darunter befindlichen Internodiums bildet, und erst nachträglich durch kräftigere Ausbildung des obersten Axillarsprosses (durch Uebergipfelung) zur Seite geworfen wird, sondern dass sie entweder gleich Anfangs die blattgegenständige Stellung des fertigen Zustandes hat (NÄGELI und SCHWENDENER, auch WARMING für Ampelopsis) oder aber aus dem Achsenscheitel selbst durch ungleiche Theilung derselben hervorgeht, wobei der andere Theil die Rebe fortbildet (PRILLIEUX, WARMING für *Vitis vulpina)*. Darnach sind also die Ranken extraaxilläre Zweige, die Rebe ein Monopodium[2]), wobei im Auge zu behalten ist, dass geringfügige Wachsthumsänderungen dazu genügen, um aus dem ursprünglich sympodialen Wuchs einer Pflanze einen monopodialen hervorgehen zu lassen, eine Veränderung, die sich im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung auch bei *Vitis* vollzogen haben kann, nur dürfen wir auch hier nicht einen solchen phylogenetisch möglichen und wahrscheinlichen Vorgang uns als bei der Ontogenie jedesmal vollzogen denken. Zumal es an extraaxillären Knospen ja auch sonst nicht fehlt, von denen hier noch die aus dem hypocotylen Stengelgliede von *Euphorbia*, *Thesium* und *Linaria* hervortretenden genannt sein mögen. Dieselben wurden bei *Euphorbia* zuerst von ROEPER beschrieben, eine Zusammenstellung findet sich bei BRAUN, bot. Zeit. 1870, pag. 438 ff. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen darüber sind mir nicht bekannt geworden, es fragt sich, ob diese Knospen, wie es scheint, als Adventivknospen zu betrachten sind, oder ob sie aus dem hypocotylen Gliede entspringen so lange es noch embryonale Beschaffenheit hat, auch an die gleich zu erwähnende Knospenbildung von *Aristolochia Sipho* u. a. könnte man dabei denken; Fragen, welche sich bei der Untersuchung keimender Euphorbiasamen unschwer werden entscheiden lassen.

---

[1]) Vergl. NÄGELI und SCHWENDENER, Mikroskop, II. Aufl., pag. 617 und 618, WARMING a. a O., weitere Literatur bei EICHLER, Blüthendiagramme, II. pag. 375.

[2]) EICHLER u. a. betrachten die Weinreben trotzdem als Sympodien, EICHLER indem er annimmt, die Uebergipfelung sei »mehr oder minder« schon vollzogen, wenn die Theile äusserlich als Höcker sichtbar werden, und gestützt auf die Thatsache, dass alle Uebergänge von rein seitlicher Stellung der Seitenknospen am Vegetationspunkt der Hauptachse bis zu der Stellung sich finden, dass die Seitenknospen gleich bei ihrem Auftreten den Vegetationspunkt der Hauptachse zur Seite drängen. Derartige Fälle finden sich, wie oben erwähnt, instruktiv in den Aehrchen der Gräser, bei welchen Uebergänge von der seitlichen zur Terminalstellung der Blüthen sich finden, letztere ist z. B. rein ausgeprägt bei *Anthoxanthum*, wo der Aehrchenvegetationspunkt selbst zum Blüthenvegetationspunkt wird, während er in andern Fällen als zur Seite gedrängtes Spitzchen noch vorhanden ist. Wenn nun aber eine Theilung des ursprünglichen Vegetationspunktes in der Weise stattfindet, dass der grössere, kräftiger sich entwickelnde und die Verlängerung der

Eigenthümlich und von dem gewöhnlichen Schema abweichend ist auch die Entstehung mehrerer Knospen in, resp. über einer Blattachsel. Hiermit sind natürlich nicht diejenigen gemeint, welche durch Verzweigung der ursprünglich einzigen Achselknospe entstanden sind. Das letztere ist z. B. der Fall bei *Cuscuta* (nach KOCH, Unters. über die Entw. der Cuscuteen in HANSTEIN's botan. Abhandl., Taf. 3 Fig. 22—24) und ein ähnlicher Vorgang ist von der einseitigen Theorie axillärer Verzweigung auch für andere Fälle angenommen worden. So stehen z. B. in den Blattachseln von *Aristolochia Clematitis* eine Anzahl von Blüthen in zickzackförmiger Anordnung in zwei Reihen, die ältesten am weitesten von der Blattachsel entfernt, bei *Aristolochia Sipho*, *Menispermum canadense*, oberhalb der Cotyledonen von *Juglans regia* und in anderen Fällen stehen dagegen die Seitenknospen in einer einfachen Reihe oberhalb eines Blattes. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung[1]) von *Aristolochia Sipho* und *Clematitis* sowie von *Menispermum canadense* hat ergeben, dass diese Knospenreihen unabhängig von einander aus dem Stengelgewebe entspringen. »Die Thatsache ist einfach die, dass in der Blattachsel, wo sonst ein Spross sich befindet, das Gewebe des Stammvegetationspunktes eine Zeit lang im Zustand des Vegetationspunktes verharrt, und eine Anzahl von Knospen in progressiver Reihenfolge bildet.« Es entspringen die betreffenden Sprosse dann aus einem Gewebepolster, welches hervorgegangen ist, aus dem über der Blattbasis gelegenen interkalaren Stengelvegetationspunkt. Sehen wir ab von *Aristolochia Clematitis*, bei welcher die oberen der in Mehrzahl über einer Blattachsel vorhandenen Achselsprosse sich zu Blüthen, die unteren zu Laubsprossen ausbilden, so ist zu bemerken, dass

---

bisherigen Achse bildende Theil zur Blüthe wird, so ist diese eben terminal, bleibt ein Stück des Vegetationspunktes noch übrig, so ist es seitlich. Aehnliches gilt auch für die Weinreben; gewiss berechtigen uns Gründe der vergleichenden Morphologie sie für abgeleitet von einem ursprünglich sympodialen Wuchs zu erklären, ihr jetziges Wachsthum aber, an das wir uns zunächst zu halten haben, ist ein monopodiales. Fälle, bei denen die Ranken stark entwickelt und anscheinend terminal sind, sind für die vorliegende Frage nicht von Belang: sie zeigen zunächst nur, dass unter Umständen auch die Ranken, d. h. die Seitenzweige sich stärker entwickeln können, ein Verhalten, das dann mit dem von *Phytolacca* übereinstimmt.

[1]) Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse, Arb. des Bot. Inst. in Würzburg, Bd. II. pag. 391.

die meisten der in Mehrzahl angelegten Achselsprosse sich gewöhnlich nicht entfalten, sondern (bei den genannten Beispielen) nur der oberste, während die anderen zu Ruheknospen werden, und nur bei Verletzung der Hauptknospe austreiben. Bei *Juglans regia*[1]) z. B. findet man oberhalb der Blattachseln der Cotyledonen eine Anzahl (bis zu acht) Sprossanlagen übereinander, von welchen auch hier die oberste die kräftigste ist. Von allen diesen Sprossanlagen wächst aber gewöhnlich keine aus, sondern sie vertrocknen allmählich, und nach Verlauf weniger Jahre (nachdem die Achse etwas dicker geworden und die äusserste Rindenschicht abgestorben und oft zerspalten ist) findet sich keine Spur mehr von ihnen. Wenn aber der Endtrieb im ersten oder zweiten Jahre zerstört wird, dann pflegen eine oder einige der Sprossanlagen auszuwachsen. Ganz ähnlich verhält sich *Gymnocladus canadensis*, während die ebenfalls in Mehrzahl in den Blattachseln übereinanderstehenden Sprossanlagen von *Gleditschia sinensis* sich so verhalten, dass die oberste zu einem Dorne, die darauf folgende zum Laubspross wird, während die weiter unten stehenden Knospen entweder zu Laubknospen, oder (wenn sie erst an älteren Stammtheilen austreiben) ebenfalls zu Dornen werden[2]).

Bei einigen Monokotylen finden sich Fälle, in denen Sprossanlagen in Mehrzahl in einer Blattachsel nebeneinander stehen — sie entspringen wohl auch hier unabhängig von einander. Als Beispiel seien genannt *Allium nigrum* L. (Irmisch, a. a. O.) und die Inflorescenzen der *Musa*-Arten, bei ersterer Pflanze finden sich über der Insertion eines der Zwiebelblätter 10—20 (und mehr) zwiebelförmige Seitensprosse, bei letzteren stehen in den Achseln der Brakteen Reihen von oft über 40 Blüthen. Nach einer Notiz von Irmisch über *Musa Cavendishii* (a. a. O. pag. 10) hat es aber den Anschein, als ob hier die Knospen nicht unabhängig von einander in der Blattachsel (collateral) entstünden; Irmisch fand nämlich in der Achsel einer Braktee einen Ast, auf dessen oberem Ende 8 weibliche Blüthen standen — eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung würde wohl diese Frage zum Austrag bringen. Es zeigen uns die genannten Beispiele, dass es eine unberechtigte Verallgemeinerung wäre, wenn wir Blatt und Achselspross, wie dies öfter geschehen ist, gewissermassen als ein Ganzes betrachten wollten, von welchem in der Entwicklung bald der eine, bald der andere Theil vorauseilt.

Dass zwischen Stützblatt und Achselspross nicht nothwendig immer die Beziehungen obwalten müssen, welche bei den radiären Samenpflanzen meist vorhanden sind, das zeigt einerseits die Verzweigung dorsiventraler Sprosse, andererseits die der radiären Moose und Gefässkryptogamen. Die letztere mag zunächst erwähnt werden. Von Blättern der Lebermoose ist nur eine radiäre Form bekannt: *Haplomitrium Hookeri*[3]). Die Stämmchen desselben sind immer reich verzweigt, die Zweige sind rings um den Stengel inserirt, und nach Leitgeb ohne bestimmte Beziehung zu den Blättern. Auch bei den Laubmoosen ist eine solche in dem Sinne wie bei den oben beschriebenen Samenpflanzen nicht vorhanden. Es entsteht hier bekanntlich aus jedem Segmente der dreiseitig-pyramidalen Scheitelzelle des Stämmchens ein Blatt; entwickelt sich ein Seitenzweig, so entsteht er aus dem untern Theil des Segmentes, dessen obere Partie zur Blattbildung verwendet worden ist. In Fig. 35 entspringt eine Astanlage bei r: die dort, unterhalb eines Blattes gelegene Aussenzelle des Stämmchens wird zur Astscheitelzelle. Die Astanlage steht bei *Fontinalis,* wo wie der Querschnitt Fig. 35 B zeigt, die Blattstellung eine dreizeilige ist, oberhalb des in derselben Reihe nach unten folgenden Blattes, bei andern Moosen dagegen pflegen die Aeste zwischen zwei Blättern zu stehen.

---

[1]) Vergl. über dieselbe und andere hierhergehörige Pflanzen: Irmisch, über einige Pflanzen, bei denen in der Achsel bestimmter Blätter eine ungewöhnlich grosse Anzahl von Sprossanlagen sich bildet, Abhandl. des naturw. Vereins zu Bremen, V. Bd.

[2]) Vergl. A. Hansen in Abh. der Senckenb. naturf. Gesellsch. Bd. XII, pag. 169.

[3]) Vergl. Bd. II, pag. 337. Habitusbild bei Gottsche, nova acta Vol. XX. pag. I. Tab. XIII. Fig. 1.

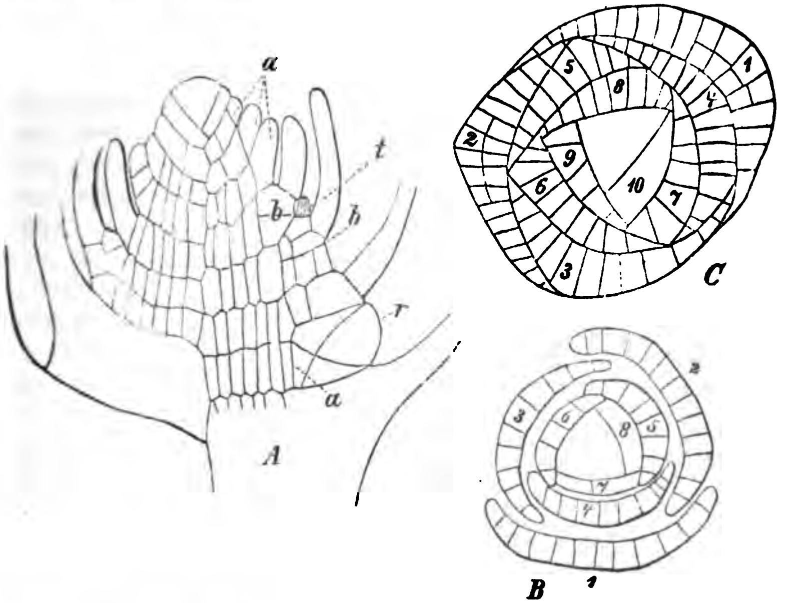


Fig. 35. (B. 356.)

A Längsschnitt durch eine Sprossspitze von *Fontinalis antipyretica* (nach **Leitgeb**). Der Scheitel wird eingenommen von einer »dreiseitig pyramidalen« Scheitelzelle, welche nach drei Richtungen hin Segmente bildet (vergl. den Querschnitt bei B). Aus jedem Segment geht ein Blatt hervor, bei r hat sich eine Astanlage gebildet. t Haar.

Uebrigens producirt durchaus nicht jedes Segment einen Seitenast. Bei *Sphagnum* z. B. kommt auf je vier Blüthen immer ein Ast; bei *Neckera, Thuidium, Hypnum* u. a. finden sich zahlreiche Arten mit regelmässig zweizeiligen Aesten, während die Blätter nach $\frac{2}{5}$ oder $\frac{3}{8}$ geordnet sind, ein Verhalten welches an das der *Thuja*-Arten erinnert, deren Aeste vierzeilig beblättert sind, allein nur die auf den Flanken stehenden Blätter, und auch diese nicht alle, produciren Achselsprosse.

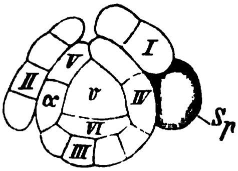
Bei den radiären Farnen[1]) ist die Sprossanlage am Stammscheitel überhaupt selten. Sie fehlt ganz bei *Ceratopteris*, wo sie ersetzt ist durch reichliche Bildung blattbürtiger Knospen, ferner bei *Ophioglossum*[2]) und den Marattiaceen (mit Ausnahme von *Danaea).*

Zu den genannten Fällen gesellen sich die der Verzweigung dorsiventraler Sprosse, welche bereits früher (pag. 143) kurz erwähnt wurden. Die Verzweigung ist bei ihnen meist keine axilläre, die Sprosse stehen zwar in der Nähe von Blättern, aber nicht in den Achseln derselben. So, um einige Beispiele »höherer« Pflanzen anzuführen, bei den heterosporen Filicineen. Die Seitensprosse stehen bei *Salvinia*, *Azolla*, *Pilularia* und *Marsilia* auf den Flanken der Stämmchen, die Blätter auf der Rückenseite derselben (mit Ausnahme der die Wurzel vertretenden Wasserblätter von *Salvinia)*. Die Sprosse stehen am unteren Rande je eines Blattes, ganz ebenso wie bei der Floridee *Herposiphonia*. Umgekehrt stehen bei *Utricularia* und den Inflorescenzen der Boragineen die Sprosse oberhalb der Blätter, welche auf den Flanken inserirt sind, während die Seitensprosse auf der Rückenseite des Hauptsprosses stehen. Auch bei den dorsiventralen Sprossen, welche wie *Selaginella*[1]) sich in einer Ebene verzweigen, sind die Seitensprosse nicht axillär, sie stehen auf den Flanken des Stammes, wo keine Blätter sich befinden, da die zwei Reihen der Oberblätter höher, die der Unterblätter tiefer stehen. Nur nimmt der Seitenspross gleich bei seiner Entstehung ein so grosses Areal der Seitenfläche des Hauptstämmchens in Anspruch, dass er in der Achsel des ihm nächststehenden Unterblattes zu stehen scheint. Ebensowenig sind die Zweige der dorsiventralen foliosen Jungermannieen axillär: sie stehen vielmehr unter den Blättern auf den Flanken des Stammes oft an Stelle des unteren Blattlappens[2]) (Fig. 36).

---

[1]) Vergl. Bd. I, pag. 264 dieses Handb.

[2]) Bei *Botrychium* sind von **Roeper** und **Holle** Seitenknospen am Stamme beobachtet worden, sie sind indess, wie es scheint, Adventivknospen.



(B. 357.) Fig. 36. Scheitelansicht eines Sprosses von *Lepidozia reptans* (nach LEITGEB). Im ältesten Segment (I) ist in der unteren Hälfte eine Sprossanlage sichtbar (Sp), während sonst die untere Hälfte (α in Segment V) den unteren Blattlappen bildet. v Scheitelzelle.

Ueberblicken wir die angeführten Thatsachen, so zeigt sich, dass »das Gesetz« der axillären Verzweigung nur eine relativ beschränkte Giltigkeit hat, nämlich nur für die radiär verzweigten Samenpflanzen, und auch hier nicht ausnahmslos. Denn ausser den extraaxillär auftretenden Sprossen sind hier auch die zahlreichen Fälle zu nennen, in welchen in den Achseln der Blätter keine Axillarsprosse angelegt werden, wie ganz allgemein bei den Blattgebilden der Blüthen, den Knospenschuppen, den unteren Blättern des Jahrestriebes der Abietineen und Taxineen, den Hüllblättern mancher Inflorescenzen etc. HOFMEISTER hat den Beziehungen von Blatt- und Seitenspross einen treffenden Ausdruck gegeben, wenn er sagt (a. a. O. pag. 433) »Jene Versuche — (nicht axilläre Sprosse durch Annahme von Verschiebung und Verwachsung auf das axilläre Schema zurückzuführen) — werden ein Ende nehmen, wenn es allgemein erkannt ist, dass die beiden Wachsthumserscheinungen, deren eine zur Anlegung eines Zweiges, deren andere zur Anlegung eines Blattes führt, zwar häufig vergesellschaftet, nicht selten aber auch völlig getrennt auftreten«.

6. Verkümmerung. Ruhende Knospen. Es ist eine sehr verbreitete Erscheinung, dass am Vegetationspunkt mehr Zweiganlagen entstehen, als später zur Entfaltung kommen. Dieselben verkümmern entweder sofort, oder sie bleiben in einem entwicklungsfähigen Zustand auf früher Stufe der Entwicklung stehen. Den erstgenannten Vorgang treffen wir besonders bei den Inflorescenzen: einigermaassen reichblüthige Inflorescenzen wie z. B. die der Boragineen, vieler Labiaten, die von *Oenothera biennis* und viele andere zeigen ganz regelmässig, dass die

---

[1]) Vergl. Bot. Zeit. 1881, pag. 700.

[2]) Für »die morphologische Natur« des Seitensprosses ist diese Stellung natürlich ganz irrelevant, er hat desshalb, weil er an Stelle eines Blattlappens auftritt, doch keinerlei Verwandtschaft mit einem solchen.

letztgebildeten Blüthen nicht mehr zur Entfaltung gelangen, sondern verkümmern. Es ist dies bei den Inflorescenzen der Solaneen und Boragineen oft mit Blüthen der Fall, in welchen Kelch, Blumenkrone, Staub- und Fruchtblätter schon angelegt sind. In ausgedehntestem Maasstabe findet sich dieselbe Erscheinung konstant in den Inflorescenzen vieler Gräser.[1]) In den Aehrchen der Poaceen z. B. pflegen stets mehr Blüthen angelegt zu werden, als zur Entfaltung kommen, in den Inflorescenzen von *Coïx Lacrymae* verkümmert regelmässig der Endtheil der männlichen Inflorescenz, bei den weiblichen Inflorescenzen aber, wie ich nachgewiesen habe, sämmtliche Aehrchen, bis auf das weibliche, und auch in diesem gelangt nur die Endblüthe zur Entfaltung, in der aber die Staubblätter obwohl, wie es scheint, vollständig angelegt, doch regelmässig verkümmern. Und eine ähnliche Reduktion kann auch die männliche Inflorescenz erfahren. Die Aehrchen von *Setaria, Pennisetum* u. a. sind umgeben von einer aus Borsten bestehenden Hülle. Zweifelsohne sind, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, diese Borsten Inflorescenzzweige, an denen man auch zuweilen Blüthenrudimente wahrnimmt. Allein in den meisten der zahlreichen von mir untersuchten Borsten war keine Spur von Aehrenbildung an diesen Borsten wahrzunehmen[2]), und es zeigt dieser Umstand, dass ein scharfer Unterschied zwischen dem Fehlschlagen (der Verkümmerung) und dem gänzlichen Unterbleiben der Entwicklung von Sprossungen nicht zu machen ist. Wenn an einer *Setaria*-Borste im einen Falle ein fast vollständiges Aehrchen, im andern nur eine Andeutung der *Glumae*, im dritten gar kein Aehrchenrudiment angelegt wird, so sind diese drei Stadien doch offenbar nur dem Grade nach von einander verschieden. Und ähnliche Fälle lassen sich auch von Blattbildungen anführen. So giebt Schmitz[3]) an, dass sich bei *Artanthe Jamaicensis*, einer Piperacee, nur das median nach hinten stehende Staubblatt des zweiten Staubblattwirtels ausbildet, aber schmächtiger ist als die drei Staubblätter des äusseren Kreises. In einzelnen Blüthen war aber das genannte Staubblatt zwar als Höcker angelegt, kam aber nicht zur Ausbildung, schlug also fehl. Bisweilen aber unterblieb sogar die erste Anlegung eines solchen Höckers, ja sogar die ersten Zelltheilungen, wodurch die Bildung desselben sonst eingeleitet zu werden pflegte. Schmitz hat das völlige Unterbleiben der Anlegung eines Organs als Ablast gegenüber dem Verkümmern, dem Abortus bezeichnet, aber wie Eichler (Blüthendiagramme I, 52) gewiss mit Recht hervorgehoben hat, ist eine wesentliche Differenz zwischen beiden Vorgängen nicht zu statuiren, die Annahme des Fehlschlagens eines Organs, sei dasselbe nun noch im rudimentären Zustand vorhanden oder nicht, wird immer durch Vergleichung gestützt werden müssen. Der Umstand, dass mit solchen Vergleichungen zuweilen der schnödeste Missbrauch getrieben worden ist, hindert daran nichts.

Nur wird man sich hüten müssen, alle verkümmernden Organe etwa als solche zu betrachten, die bei den Vorfahren der betreffenden Form entwickelt gewesen wären. Eine solche Anschauung wäre für die regelmässig verkümmernden Blüthen vieler Inflorescenzen rein in der Luft stehend. Wie ich an den Inflorescenzen der Gräser nachzuweisen gesucht habe, liegt hier vielmehr die Annahme nahe, dass die in einer Inflorescenz vorhandenen plastischen Materialien zwar zur Anlegung, nicht aber zur Entfaltung einer grösseren Anzahl von Organanlagen ausreichen, und das kann bei den betreffenden Formen von jeher der Fall gewesen sein, denn es ist ja eine ganz allgemeine Regel, dass viel mehr Organanlagen gebildet werden als zur Funktion gelangen, sei dies nun wie in den genannten Fällen durch frühzeitige Unterdrückung der Organanlagen selbst oder durch Zugrundegehen der fertig ausgebildeten Organanlagen.

---

[1]) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Inflorescenzen. Pringsheim's Jahrbücher. Bd. XIV. pag. 1.

[2]) Man vergl. die entgegenstehenden Angaben in Hofmeister's allg. Morphologie, pag. 547.

[3]) Schmitz, Die Blüthenentwicklung der Piperaceen in Hanstein, Botan. Abhandl. II. Bd. 1. Heft. pag. 46.

Allein auch vegetative Sprossanlagen giebt es, die regelmässig fehlschlagen, sogar die gipfelständige Sprossknospe selbst unterliegt diesem Vorgang bei manchen Gewächsen regelmässig. So bei manchen Algen, wie *Plocamium*, bei welchem, wie aus der Figur 34 hervorgeht, ein sympodialer Wuchs zu Stande kommt, und ebenso bei manchen unserer Holzgewächse, wie der Linde und der Syringe. Bei letzterer schlägt die Gipfelknospe jedes Laubzweiges fehl (sofern sie nicht eine Inflorescenz bildet) und die Achselknospen des unter ihr stehenden Blattpaares wachsen im nächsten Jahre zu Sprossen aus. Kein Zweifel, dass hier ein Correlationsverhältniss zwischen der Gipfelknospe und den beiden Seitenknospen stattfindet; entfernt man frühzeitig genug die Seitenknospen, so entwickelt sich die sonst fehlschlagende Gipfelknospe und ähnlich mag es auch in anderen Fällen sein. Es ist das Stattfinden dieser Correlation aber ein weiterer Beleg für die oben ausgesprochene Ansicht über das Zustandekommen mancher Fehlschlagungen, denn es zeigt, dass die Gipfelknospe nicht *eo ipso* zum Fehlschlagen prädisponirt ist, sondern dass dasselbe offenbar erst durch verminderte Zufuhr plastischer Substanz (welche in die Seitenknospen wandert) veranlasst wird.

Anders verhält es sich mit den ruhenden Knospen. Sie büssen ihre Entwicklungsfähigkeit nicht ein, wenigstens zunächst nicht. Eine Grenze zwischen fehlschlagenden und ruhenden Knospen lässt sich aber auch hier nicht mit Schärfe ziehen. Der Vegetationspunkt der Kurztriebe der Kiefer *(Pinus silvestris)* sistirt seine Entwicklung nachdem er zwei Laubblätter producirt hat. Wird aber die Endknospe eines Kiefernzweiges entfernt oder beschädigt, so wird der Vegetationspunkt der obersten Kurztriebe zu neuer Thätigkeit angeregt, ihnen strömen die plastischen Substanzen nun zu und einer oder mehrere bilden nun unter günstigen Umständen einen Langtrieb. Während der Kurztrieb also normal verkümmert, verhält er sich unter bestimmten Umständen wie eine Ruheknospe. Wie lang der Vegetationspunkt des Kurztriebes diese Fähigkeit behält (wohl kaum länger als ein Jahr), ist mir nicht bekannt.

Normale Ruheknospen finden sich schon bei den Muscineen, sowohl bei thallosen als foliosen Formen. Unter ersteren sind hier *Symphyogyna* und *Umbraculum* zu nennen; Sprosse, die normal am Vegetationspunkt angelegt werden, können längere Zeit in einem Ruhezustand verharren, um sich dann entfernt vom Sprossscheitel weiter zu entwickeln. Unter den foliosen Lebermoosen besitzt *Lejeunia* solche Ruheknospen: die drei ersten Blätter eines Seitensprosses schliessen hier zu einer Hülle zusammen, welche den auf unbestimmte Zeit ruhenden Spross umgiebt, und erst bei dessen Weiterentwicklung durchbrochen wird. Bei Gefässkryptogamen kommen sie ebenfalls in Vielzahl vor, z. B. bei den Equiseten. An den unterirdischen Knoten bleiben die Zweiganlagen zum allergrössten Theile unentwickelt, es brechen aus ihnen aber Knospen hervor, wenn die unterirdischen Knoten aufstrebender Stämme dem Lichte ausgesetzt werden. Auch die Knospen an den oberirdischen Zweigen von *Equisetum hiemale* z. B. bilden sich gewöhnlich nur dann aus, wenn die Endknospe des Halmes beschädigt wird, es sprosst dann der nächst untere Knoten aus. In weitester Verbreitung finden sich die Ruheknospen endlich bei dikotylen Holzgewächsen, wo sie ebenfalls durch Verletzung der Endknospen zum Austreiben veranlasst werden können, auch unter bestimmten (ungünstigen) Ernährungsverhältnissen tritt ein Austreiben der zu »Wasserreisern« sich gestaltenden Ruheknospen ein. Ruheknospen sind es auch vielfach, aus deren Austrieben der »Stockausschlag« gefällter Bäume beruht, sie sind mehrfach verwechselt worden mit den unten zu besprechenden Adventivknospen, die sich auf Baumstümpfen ebenfalls häufig bilden, und dann aus dem Cambium (resp. aus dem von demselben erzeugten Callus) hervorgehen, wie man dies z. B. bei *Aesculus Hippocastanum* leicht beobachten kann. Erwähnt sein mag hier nur noch, dass die Ruheknospen häufig von der Rinde des Baumes umwallt werden (wie bei *Gleditschia sinensis)* und dann bei ihrem Austreiben dieselbe durchbrechen. Bei *Fagus silvatica, Sorbus Aucuparia* u. a. gehen aus diesen Ruheknospen eigenthümliche rundliche, unter der Rinde liegende Körper hervor, kleine, rundliche, vollständig von der Rinde des Hauptstammes umschlossene und mit dem Holzkörper desselben nicht mehr in Verbindung stehende Holzknöllchen.

Uebrigens lässt sich, wie oben schon angedeutet worden, zwischen Ruheknospen und Kurztrieben keine scharfe Grenze ziehen, die Kurztriebe bleiben nur auf einem späteren Stadium in ihrer Entwicklung stehen, als die Ruheknospen, können aber wie diese unter günstigen Umständen ebenfalls auswachsen. Die Kurztriebe[1]) (Brachyblasten HARTIG's) unterscheiden sich von den anderen Laubzweigen dadurch, dass sie viel kürzer sind als diese, meist unentwickelte Internodien besitzen und in der Regel keine Seitensprosse produciren, wohl aber sind sie es vorzugsweise bei manchen Bäumen, (z. B. Pomaceen), auf denen die Blüthen auftreten. Die bekanntesten derselben sind die Nadelbüschel der *Pinus*-Arten, deren Entwicklung auf ein Jahr beschränkt ist, während die Kurztriebe der Lärche *(Larix europaea* DC.) 4—6 Jahre hintereinander neue Blätter bilden, dann aber absterben, wenn sie nicht zu Langtrieben auswachsen, bei denjenigen Kurztrieben, die eine weibliche oder männliche Blüthe produciren, wird dadurch ihr Tod herbeigeführt. Es bleiben aber die durch Auswachsen der Kurztriebe entstandenen Langtriebe nach den Angaben von ARESCHOUG (a. a. O. pag. 71) kümmerlich, weniger dauerhaft und verzweigt als die normalen Langtriebe, ihre Aufgabe besteht wesentlich darin, männliche Blüthenkätzchen zu produciren. Immerhin aber geht aus dem Gesagten hervor, dass die Kurztriebe der Lärche nebenbei auch den Charakter von Ruheknospen haben — die Umstände, welche sie zum Auswachsen veranlassen, sind unbekannt.

7. Adventivknospen.[2]) Vielfach sind die aus der Rinde älterer Bäume hervorbrechenden Knospen, von denen wir Grund haben, sie als Ruheknospen zu betrachten, mit Adventivknospen verwechselt worden. Unter Adventivknospen verstehen wir hier im Gegensatz zu den »normalen« Knospen solche, die nicht am Vegetationspunkt, sondern direkt oder indirekt (durch Vermittlung eines Callus) aus schon in den Dauerzustand übergegangenen Gewebepartieen hervorgehen. Es ist nicht zu erwarten, dass diese Definition uns eine scharfe Grenzlinie zwischen normaler und adventiver Verzweigung ziehe. Adventivknospen

---

[1]) Vergl. über dieselben z. B. WIGAND, Der Baum, pag. 66 ff.; ARESCHOUG, Beitr. z. Biol. d. Holzgewächse, pag. 371.

[2]) HANSEN, vergl. Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen. Abhandl. der Senckenberg. naturf. Ges. Bd. XII.

sind z. B. auch solche, die aus Baumstümpfen an dem aus dem Cambium hervorgegangenen »Callus« entstehen, das Cambium aber ist kein Dauergewebe. Trotzdem werden wir diese Knospen als Adventivknospen betrachten, denn, wie schon im Worte liegt, liegt im Begriffe des Adventiven auch das dem normalen Aufbau überhaupt Fremde, neu hinzugekommene. Das Auftreten von Knospen auf Wurzeln wird ebenfalls als Bildung von Adventivknospen bezeichnet — bei den Podostemoneen aber ist es die normale Sprossbildung überhaupt. Kurz, hier wie in anderen Fällen ist es ein vergebliches Bemühen, die Mannigfaltigkeit der Entwicklung in Begriffe und Definitionen abgrenzen zu wollen.

Bildung von Adventivknospen findet bei Thallophyten, Muscineen und Gefässpflanzen in reichlichster Weise statt, theils als Regenerationserscheinung bei Verletzung des Vegetationspunktes oder auf abgeschnittenen Pflanzentheilen, theils ohne bestimmbare äussere Ursache. Sie entstehen aus Oberflächenzellen des Randes oder der Mittelrippe bei der Floridee *Delesseria,* aus den Achseln der jüngeren Quirlblätter von überwinterten oder abgeschnittenen Charasprossen, aus den hyphenartig ausgewachsenen Zellen im Gewebe der *Fucus*-Arten (also hier endogen) etc. Bei manchen thallosen Lebermoosen, wie namentlich *Metzgeria furcata* sind sie ungemein häufig, sie entspringen hier gewöhnlich aus einzelnen Zellen des Randes, seltener aus der Mittelrippe. Gewöhnlich entstehen sie auch hier aus Oberflächenzellen, nach LEITGEB finden sich aber auch endogen angelegte Sprossungen, die sich auf eine, unmittelbar unter der oberflächlichen Zellschicht gelegene Innenzelle zurückführen lassen; der aus derselben hervorgehende Spross durchbricht dann seine Hülle. Auch bei foliosen Lebermoosen finden sich auf der Bauchseite des Stämmchens exogen und endogen angelegte, bei *Lophocolea bidentata* bilden sich auf den Blättern Adventivsprosse. Bei den Laubmoosen ist die Adventivsprossbildung aus Stämmchen und Blättern eine indirekte, indem sie stets durch Protonema vermittelt wird. Bei vielen Farnen finden sie sich auf der Blattfläche, oder wie bei *Aspidium filix mas* auf dem Blattstiele (vergl. Bd I. pag. 267 dieses Handbuches) bei manchen derselben kann man zweifelhaft sein, ob man die Bezeichnung »adventiv« noch auf sie anwenden kann, da sie schon sehr frühzeitig auf dem Blatte entstehen — sie sind sämmtlich exogener Entstehung. Bei *Ophioglossum* finden sich Adventivknospen auch auf den Wurzeln, sie sind es nach HOFMEISTER, durch welche *Ophioglossum pedunculosum* perennirt, während der gesammte Spross nachdem er die fertilen Blätter producirt hat, abstirbt, ähnlich wie dies bei manchen Phanerogamen der Fall ist. Von den Adventiv-Bildungen der letzteren sollen hier nur einige als Beispiele genannt werden, deren Entwicklung näher untersucht ist. Sie finden sich hier normal namentlich auf Blättern und Wurzeln. Das bekannteste Vorkommen ist das von *Bryophyllum calycinum,* bei welchem die Adventivsprosse in den Kerben des Blattrandes angelegt werden, hier wie bei allen Adventivsprosse bildenden Blättern entstehen sie exogen, sie entwickeln sich aber, solange das Blatt an der Pflanze sitzt, nicht weiter.

Bei *Cardamine pratensis* (vergl. HANSEN a. a. O.) finden sich die Adventivsprosse auf der Blattfläche an der Gabelung der Nerven. Sie entstehen als exogen angelegte Höcker, an denen auch bald Wurzeln auftreten, die aber abweichend von dem sonstigen Verhalten ebenfalls exogen angelegt werden (ebenso auch die Adventivwurzeln, die hier, wie bei *Nasturtium officinale* und *sylvestre* in den Blattachseln der Pflanzen entspringen, während die entsprechenden Wurzeln anderer Wasser- und Sumpfpflanzen die gewöhnliche endogene Entstehung zeigen, so z. B. *Veronica Beccabunga*, *Polygonum amphibium* u. a.) Auch bei der Aroidee *Atherurus ternatus* bilden sich normal auf den Blättern je zwei knollenförmige Adventivsprosse, der eine auf dem Blattstiele, der andere an dem Vereinigungspunkt der drei Theilblättchen auf der Blattfläche.[1])

Die erwähnten Adventivsprosse von Phanerogamen werden angelegt, so lange die Blätter noch im Zusammenhang mit der Mutterpflanze sind. Sehr viele Pflanzen aber sind dadurch ausgezeichnet, dass an ihren Blättern Adventivsprosse sich erst bilden, wenn sie von der Mutterpflanze abgelöst und unter günstigen Umständen kultivirt werden, eine Eigenthümlichkeit, deren sich die gärtnerische Praxis vielfach zur Vermehrung der Pflanzen bedient. Es bildet sich bei abgeschnittenen, feucht gehaltenen Blättern oder Sprossen an der Schnittfläche zunächst, ehe adventive Sprosse und Wurzeln auftreten eine Gewebewucherung, welche als Callus bezeichnet wird. Es betheiligen sich an der Bildung desselben die sämmtlichen wachsthumsfähigen[2]) Gewebeelemente der Schnittfläche, auch wenn sie schon in den Dauerzustand übergegangen waren, es wird durch den Callus die Wundfläche mit bildungsfähigem Gewebe überzogen, das entweder nur zur Geweberegeneration dient, oder auch der Ausgangspunkt von Spross- und Wurzelbildung, nicht selten auch nur der letzteren allein, ist.

Aus dem Callus des Blattstecklings von *Achimenes* z. B. gehen exogen angelegte Sprossanlagen hervor, auch Wurzeln, diese aber entstehen endogen. Auch bei *Begonia*- Blattstecklingen[3]) entstehen zahlreiche Adventivsprosse aus dem Callus, ausserdem aber treten sie auch auf der Blattfläche auf, und zwar entstehen sie hier merkwürdigerweise ausschliesslich aus der Epidermis, aus einer oder wenigen Zellen. Der Ort der Adventivsprossbildung ist dabei insofern ein bestimmter, als am unverletzten, abgeschnittenen Blatt die Adventivsprosse an der Vereinigunsstelle der Hauptnerven des Blattes an der Grenze zwischen Blattbasis und Stiel auftreten, dagegen kann man auch an andern Stellen des Blattes Sprossbildung hervorrufen, wenn man die Blattnerven durchschneidet; dann entstehen theils in der Nähe des Schnittes, theils entfernter von demselben auf der ganzen Länge der Blattnerven zahlreiche Adventivsprosse. Die Wurzeln treten hier zunächst unabhängig von den Sprossen auf, erst später entwickeln diese selbst auch Adventivwurzeln.

Auch auf den Wurzeln treten Adventivsprosse in zahlreichen Fällen auf, so z. B. bei *Anemone silvestris*. Man findet hier auf den Wurzeln oft lange Reihen endogen angelegter Adventivsprosse verschiedener Entwicklung und es beruht auf dieser Eigenthümlichkeit vorzugsweise der gesellige Wuchs dieser Pflanze[4]). Warming hat eine Liste gegeben[5]) aus der hervorgeht, dass Adventivsprossbildung auf Wurzeln bei einer ganzen Reihe von Holzpflanzen und Kräutern vorkommt. Am auffallendsten ist dieselbe wie schon erwähnt bei den Podostemoneen, bei welchen in progressiver Reihenfolge auf den Wurzeln Sprosse auftreten (vergl. die Entwicklungsgeschichte der Wurzeln).

---

[1]) Analoge Vorkommnisse (Bildung von Adventivsprossen auf Blättern) mögen hier noch von *Malaxis paludosa* und *Drosera* erwähnt sein.

[2]) Bastfasern, Gefässe, Tracheïden und andere Gewebeelemente, deren Protoplasmakörper verschwunden ist, sind natürlich davon ausgeschlossen, die Epidermis aber nicht (nach Hansen).

[3]) Vergl. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jen. Zeitschr. für Naturw. 1876.

[4]) Ueber die Sprossverhältnisse derselben vergl. Irmisch, Ueber einige Ranunculaceen, Bot. Zeit. 1857, pag. 1.

[5]) Warming, smaa biologiske og morfologiske Bidrag in Botanisk tidskrift, 1877.

§ 3. **Blattentwicklung.** Zur Geschichte. Schon bei Malpighi[1]) finden sich, wie oben kurz erwähnt wurde, Angaben über die Entwicklungsgeschichte des Blattes. Nachdem er in ausgezeichneter Weise die successiven Formveränderungen geschildert hat, welche die aufeinanderfolgenden Knospenschuppen der austreibenden Knospen die »*folia caduca*« darbieten, untersucht er auch die Entwicklung der »*folia stabilia*«, der Laubblätter. Den Vegetationspunkt unterscheidet er noch nicht von den jüngsten Blattanlagen. Er fasst seine Untersuchungen dahin zusammen (a. a. O., pag. 30) *Naturae pariter methodus in producendis stabilibus foliis mirabilis est. Primo enim costula seu petiolus, carinae instar humore turgidus cum appensis fibrulis manifestatur e quibus probabiliter sacculorum seu utriculorum transversalium membranulae pendent* (d. h. die Nebenrippen mit der Blattlamina) *ut in animalium primaeva delineatione observatur. Patent autem deducto novo alimento, quia complicata sacculorum moles, subintrante succo, turget et ita folii latitudinem et laxitatem conciliat.*«

Tiefer eindringend waren die Untersuchungen von C. F. Wolff[2]). Er erkannte, dass die Blätter entspringen an der über die jüngsten Blattanlagen hervorragenden Spitze des Stengels, in welcher noch keine Gewebegliederung wahrnehmbar ist. Hier, am Vegetationspunkt *(»ne omni momento opus sit, largam descriptionem instituere, liceat vocare haec loca generatim puncta vegetationis vel superficies vegetationis)* entstehen die Blätter durch Ausscheidung des »*succus nutritivus*«, dessen Austreten hier nicht durch Epidermis oder Rinde gehemmt wird. Er erkennt die »akropetale« Anordnung der Blätter, unterscheidet zwischen Anlegungs- und Ausbildungsstadium, und weist nach, dass getheilte Blätter durch Verzweigung ursprünglich einfacher Anlagen entstehen. Die Mittelrippe lässt er zuerst entstehen, an ihr entsteht durch Ausscheidung ein heller Rand, die Blattlamina, an welcher nun durch neue Ausscheidung die foliola entspringen.

Die nun folgenden, einem viel späteren Zeitraum angehörigen Untersuchungen beschäftigen sich vor Allem mit der Frage, ob das Wachsthum des Blattes von oben nach unten (basipetal) oder von unten nach oben (akropetal) erfolge. Hierher gehören abgesehen von Spekulationen ohne eigene Untersuchungen, wie sie bei de Candolle (Organographie, I. pag. 354) u. a. sich finden, die Arbeiten von Steinheil, Mercklin, Schleiden, Nägeli, Trécul u. a. Steinheil[3]) findet das Blatt wachse von oben nach unten, die Spitze sei also der älteste Theil, bei den zusammengesetzten Blättern aber (a. a. O., pag. 288) seien die obersten Blättchen die jüngsten. Schleiden's Behauptung[4]), dass sich das Blatt gleichsam aus der Achse hervorschiebe, die Spitze sein ältester, die Basis sein jüngster Theil sei, regte zu lebhafter Discussion an. Während Mercklin[5]) Schleiden's unglückliche Theorie durch eine Reihe von Untersuchungen zu stützen suchte, trat Nägeli[6]) derselben entgegen. Schleiden's Forderung (a. a. O., pag. 167) den Bildungsprocess des Blattes in die Bildungsgeschichte seiner einzelnen Zellen aufzulösen, realisirend, wendete er sich an die niederen Gewächse, Algen und Moose, deren einfachere Organisation eine Untersuchung der Zellfolge gestattete. Dass das Blatt hier nicht aus der Achse hervorgeschoben wird, sondern aus einer einzigen Oberflächenzelle entsteht, lässt Schleiden's Theorie, wenigstens für die untersuchten Fälle als unhaltbar erscheinen. Nägeli zeigte, dass »1. die »peripherische Zellenbildung« (d. h. die an der Spitze und am Rande) von oben nach unten fortschreite, dass also die Basis des Blattes zuerst, die Spitze desselben zuletzt angelegt werde; 2. dass die auf die peripherische Zellbildung folgende allseitige (interkalare) Zellenbildung bald zuerst am Grunde, bald zuerst am Scheitel, bald gleichzeitig am ganzen Blatte aufhöre;

---

[1]) *Marcelli Malpighii* opera omnia Londini 1686.

[2]) Theoria generationis in der oben angeführten Ausgabe.

[3]) Observations sur le mode d'accroissement des feuilles. Ann. des scienc. nat. Ser. 2. t. VIII. 1837.

[4]) Grundzüge der wiss. Bot. II. pag. 167. In sonderbarer Form findet sich derselbe Gedanke auch bei Naudin, Ann. des scienc. nat. Ser. 2. 1842, t. XVIII. (résumé de quelques observations sur les développement des organes appendiculaires).

[5]) C. E. v. Mercklin, Zur Entwicklungsgeschichte der Blattgestalten. Jena 1846.

[6]) Nägeli, Ueber Wachstum und Begriff des Blattes. Zeitschr. für wissensch. Botan. 3. u. 4. Heft (1846). pag. 153.

3. dass die Zellenausdehnung ebenfalls entweder von oben nach unten oder von unten nach oben fortschreite, oder überall gleichzeitig eintrete.« Von Phanerogamenblättern wurden *Utricularia, Astragalus, Myriophyllum* untersucht und gezeigt, dass bei letzterer Pflanze die Seitenblättchen in basipetaler Reihenfolge angelegt werden. Es besitzt das Blatt hiernach also ursprünglich einen apikalen Vegetationspunkt, er kann aber längst in Dauergewebe übergegangen sein, während am basalen Theil noch Zellbilduug reichlich stattfindet, indem das Gewebe hier embryonalen (Vegetationspunkt-) Charakter behält. Eingehend wird das Blattwachsthum der Phanerogamen in einer späteren Arbeit an *Aralia spinosa* erörtert.[1])

Trécul's[2]) ausgedehnte Untersuchungen, die sich aber nicht mit der Zellbildung befassen, brachten eine reiche Menge werthvoller Thatsachen, aus denen zunächst hervorgeht, dass der Vorgang der Blattgestaltung bei verschiedenen Pflanzen, sogar derselben Gattung, ein sehr verschiedener sein kann, die Entwicklung der Seitenglieder z. B. bald in akro- bald in basipetaler Reihenfolge stattfindet, oder sogar von einem Punkte aus nach beiden Seiten hin fortschreitet. Sein Irrthum, dass die Blattscheide zuerst entstehe, ist später durch Eichler berichtigt worden, unzweifelhaft ist die Basis des Blattes sein ältester Theil[3]), allein aus der Blattanlage gestaltet sich die Blattscheide erst viel später hervor, wie man z. B. an jedem Grasblatt sehen kann. Die Basis des Blattes gewinnt nämlich nicht sofort den Charakter der Blattscheide, sondern erst durch interkalares Wachsthum wird die letztere aus dem Basaltheil des Blattes aufgebaut. — Eine Klarlegung dieser Verhältnisse und Berichtigungen und Erweiterung der Angaben Trécul's findet sich in Eichler's werthvoller Dissertation »Zur Entwicklung des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen«, Marburg 1861. — In Hofmeister's Morphologie wird namentlich die Vertheilung des Wachsthums im Blatte ausführlich erörtert, auch über die Entwicklung ein (freilich nicht gerade sehr eingehender) Ueberblick gegeben. — Seither sind einige Einzelheiten, die soweit sie von Interesse sind, unten erwähnt werden, hinzugekommen. Eine Verwendung der entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen zur allgemeinen Morphologie des Blattes, und speciell zu einer Klarlegung der Metamorphosenlehre habe ich in dem Aufsatze »Beitr. zur Morphologie und Physiologie des Blattes«[4]) zu geben versucht.

Wie in der Uebersicht über die allgemeinen Gestaltungsverhältnisse des Vegetationskörpers der Pflanzen gezeigt wurde, finden sich schon bei den Thallophyten zahlreiche Fälle, die wir unter dem Begriff der Blattbildung subsumiren können. Es entstehen nämlich an den Sprossachsen seitliche Auswüchse begrenzten Wachsthums, deren Existenz meist auch eine kürzere als die der Sprossachse ist, und deren Hauptaufgabe in der Assimilation des Kohlenstoffs besteht, ohne dass ihnen dieselbe ausschliesslich übertragen wäre. Dahin gehören z. B. die fiederig gestellten Ausstülpungen an den Sprossachsen der Siphonee *Bryopsis*, welche nach Abschluss ihrer Entwicklung von der Hauptachse abfallen, nachdem sie durch einen Gallertpfropf von dem Lumen derselben abgetrennt sind. Man findet an der Hauptachse dann später die Stellen, wo die Blättchen gewesen sind, in Form von Blattnarben. Zahlreiche andere Beispiele lassen sich von andern Chlorophyceen und Florideen anfügen, erwähnt sein mag von den letzteren die früher geschilderte *Polyzonia* (Fig. 9), von den ersteren die bekannten Verhältnisse bei den Charen, wo die Blätter in wirteliger Stellung auf den Stammknoten sitzen, sie erfahren eine anatomische Gliederung, welche der der Sprossachse gleicht, und tragen auch (wenngleich nicht alle) in ihren Achseln

---

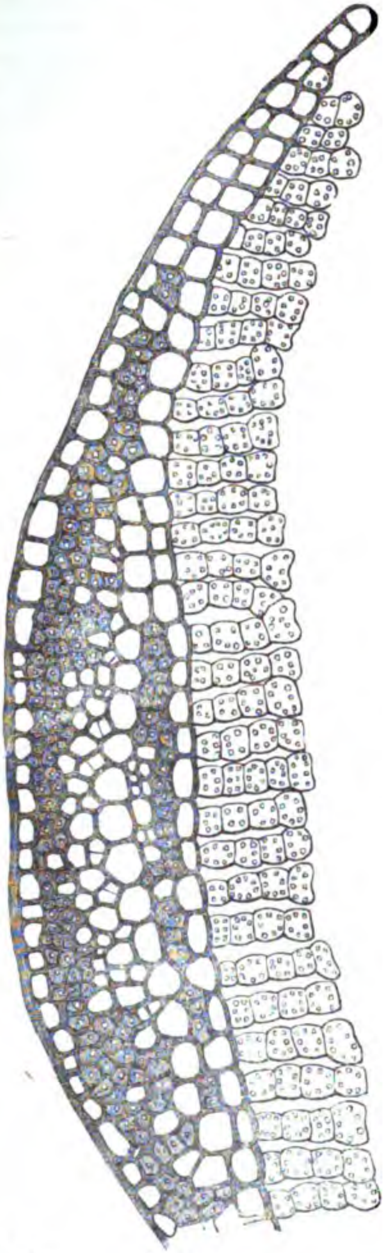
[1]) Wachsthumsgesch. des Blattes von *Aralia spinosa* (Pflanzenphysiol. Unters., pag. 88).

[2]) Trécul, mémoire sur la formation des feuilles. Ann. d. sc. nat. Ser. III. t. 20. pag. 235 ff.

[3]) Es genügt, sich der von Nägeli gegebenen Entwicklungsgeschichte des Moosblattes zu erinnern: die ältesten Segmente der Blattscheitelzelle bilden die Blattbasis, die jüngsten die Blattspitze.

[4]) Bot. Zeit. 1880.

Sprosse. Es sind die Blätter der Charen mit ihrer Gliederung in Knoten und (berindete) Internodialzellen jedenfalls complicirter gebaut, als die der beblätterten Lebermoose, die nur aus einer einfachen Zellplatte bestehen, die nicht einmal durch einen Mittelnerv abgetheilt ist. Aehnliche einfache Blattformen finden wir auch bei manchen Laubmoosen, oder wenigstens in bestimmten Alterstadien derselben. Was den Blättern an Grösse abgeht, wird hier wie in anderen Fällen, z. B. den *Thuja*-Arten durch die Menge derselben ersetzt. Ein Fortschritt in dem Blattbau den Lebermoosen gegenüber liegt in dem Auftreten eines gewöhnlich mehrschichtigen Mittelnerven, der einerseits vermöge seiner verdickten, mechanisch wirksamen Zellen als wirkliche Blattrippe, welche das Blatt aussteift, dient, andererseits in seinen nicht verdickten Zellen wohl die Funktion hat, die im Blatte gewonnenen assimilirten Stoffe dem Stamme zuzuleiten. Wie relativ complicirt das Blatt hier werden kann, zeigt z. B. *Polytrichum* (Fig. 37), hier nimmt der Mittelnerv (wie aus vergleichenden Untersuchungen hervorgeht) fast die ganze Blattfläche ein, die eigentliche, einschichtige Blattlamina ist am Grunde des Blattes zwar als ziemlich umfangreiche Blattscheide entwickelt, im oberen Theil aber, aus welchem der Querschnitt Fig. 37 entnommen ist, dagegen nur durch einen schmalen, in der Figur (oben) nur drei Zellreihen breiten Saum repräsentirt. Dafür hat aber der Mittelnerv auf seiner Oberfläche eine Anzahl von auf dem Blatte rechtwinklig stehender, dasselbe der Länge nach durchziehender Lamellen entwickelt, welche in ihren Zellen reichlich Chloropyll enthalten, und so die Funktion übernehmen, die sonst der Blattlamina zukommt. — Wenden wir uns zu den Gefässkryptogamen, so finden wir bei den Lycopodien Blätter, die nicht viel grösser sind als die der Laubmoose und ebenfalls den Stamm bedecken, doch aber schon eine höhere anatomische Ausbildung besitzen, sie sind mehrschichtig, von einem Gefässbündel durchzogen, und besitzen Spaltöffnungen, die denen der Muscineen noch ganz abgehen, während dieselben z. B. an den Sporogonien dieser Abtheilung vorkommen. — Bei den Farnkräutern dagegen erscheint das Blatt schon in seiner höchsten Vollendung, in oft riesigen Dimensionen in mannigfaltiger Verzweigung



(B. 358.) Fig. 37.

Querschnitt durch den oberen Theil eines Blattes von *Polytrichum commune*.

und seine Spreite durchzogen von vielfach verästelten Gefässbündeln. In mannigfacher Variation bleibt diese Blattform von nun an durch die Gymnospermen hindurch bis zu den Samenpflanzen die herrschende: wir finden das Blatt gewöhnlich gegliedert in einen (kürzeren oder längeren, zuweilen auch ganz fehlenden) Blattstiel und eine Blattspreite, die einfach oder verzweigt und von einem Netze von Gefässbündeln, deren letzte Aeste im Blattgewebe blind endigen, durchzogen ist.

Fassen wir nun die Blattentwicklung näher ins Auge, so werden wir uns

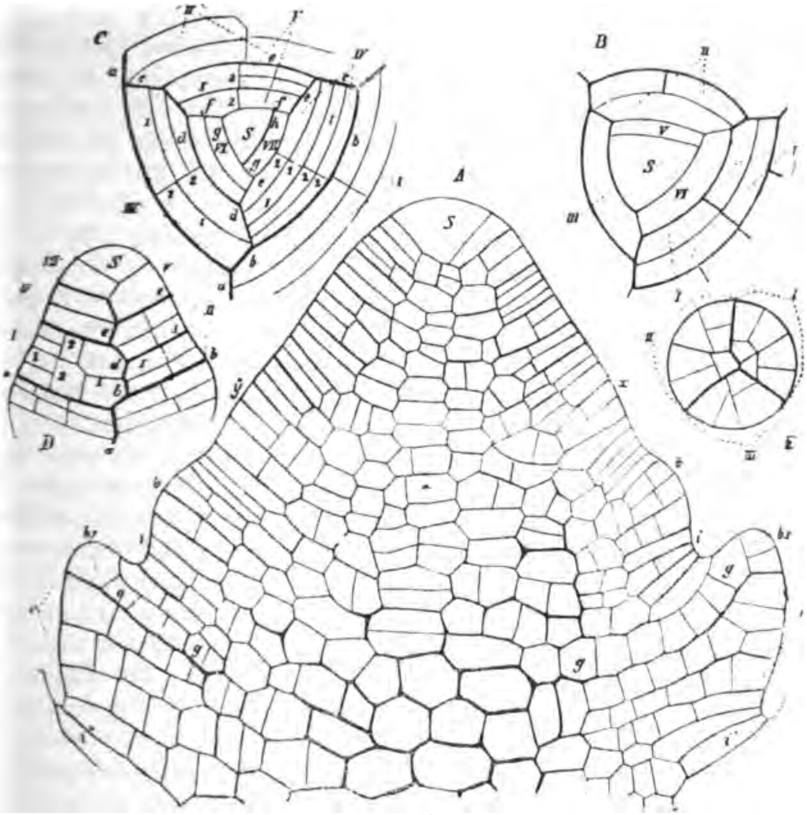


Fig. 38. (B. 359.)

A Längsschnitt durch den Gipfel einer unterirdischen Knospe von *Equisetum Telmateja* (nach Sachs), S Scheitelzelle. Die Blattanlagen gehen aus Oberflächenzellen des Vegetationspunktes hervor, die sich aber noch durch perikline Wände theilen. Bei x und y erste Andeutung der Blattanlagen, welche am Vegetationspunkt als Ringwall erscheinen. Nicht alle Zellen, die sich zur Blattanlage hervorwölben, werden bei deren weiterer Entwicklung verwendet, sondern nur die beiden obersten Zelllagen: aus dem unteren (rr) geht ein Theil der Stammrinde hervor.

zunächst mit dem Blattwachsthum im Allgemeinen, seinem Verhältniss zur Sprossachse, und endlich mit der Formentwicklung des einzelnen Blattes, und mit der Um- und Rückbildung, welcher die Blätter bei bestimmten Pflanzenformen unterliegen, zu befassen haben.

1. Das Blattwachsthum im Allgemeinen. Hier ist zunächst hervorzuheben, dass die Blätter immer als seitliche Protuberanzen am Vegetationspunkt der Sprossachse (pag. 176 ff.) entstehen.[1] Niemals geht ein Blatt aus einem nicht mehr im Zustand des Vegetationspunktes befindlichen, also nicht mehr aus embryonalem

---

[1] Bezüglich »terminaler« Blätter vergl. die Entwicklungsgeschichte der Blüthen.

Gewebe bestehenden Stengeltheil hervor. Der Satz, dass die Blattanlage immer eine seitliche Bildung an einem Stengelvegetationspunkt sei, gilt aber nur für das postembryonale Wachsthum. Die ersten Blätter, die an dem Embryo der Gefässpflanzen (Gefässkryptogamen und Samenpflanzen) angelegt werden (in Ein- oder Mehrzahl), die Cotyledonen, entstehen unabhängig von dem Stammvegetationspunkt, der gleichzeitig mit ihnen an der vorher ungegliederten Embryonalanlage angelegt wird. (Vergl. den Abschnitt über Embryonalentwicklung). Während die Wurzeln in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle dadurch ausgezeichnet sind, dass sie endogen entstehen, also immer äussere Gewebeschichten durchbrechen müssen, ist das Blatt immer exogener Entstehung, die Oberfläche des Vegetationspunktes geht direkt in die Blattanlage über. Die letztere entsteht bei den Moosen und Farnen aus einer einzigen Oberflächenzelle des Stengelvegetationspunktes, die sich zur Mutter- und Scheitelzelle des Blattes gestaltet, bei Ophioglosseen, Schachtelhalmen, Lycopodien dagegen ist es eine Gruppe von Oberflächenzellen, welche der Blattanlage ihren Ursprung giebt (Fig. 38 A). Es sind dies indess Pflanzen, bei welchen eine junge Epidermis (Dermatogen) am Stengelvegetationspunkt von dem darunterliegenden Gewebe noch nicht gesondert ist. Bei den Samenpflanzen, bei welchen dies der Fall ist, tritt die Blattanlage, wenigstens in den bis jetzt bekannten Fällen immer als Höcker auf, der von der Hautschicht überzogen ist, an dessen Bildung sich aber auch tiefer gelegene Zellschichten des Stammvegetationspunktes (des Periblem's) betheiligen. Der einzige als Ausnahme hierherzuziehende Fall wäre etwa das Perianth von *Ephedra*. Es entsteht nach STRASBURGER (Coniferen, pag. 133) aus Epidermiszellen. Dass dies bei den Laubblättern nicht geschieht, beruht darauf, dass zur Bildung von grösseren, dem Stengel mit breiter Basis aufsitzenden Organen immer auch eine grössere Anzahl von Gewebeschichten des Stammvegetationspunktes verwendet werden. Bei manchen Wasserpflanzen (*Hippuris*, *Potamogeton* u. a.) ist es nur die äusserste Periblemschicht, die sich bei der Anlegung des Blattes betheiligt, in anderen Fällen treten dazu noch die dritte und vierte. Bei *Elodea* ist das Periblem nur in der Mittellinie der Blattanlage bei der Bildung derselben betheiligt, die Hauptmasse des Blattes wird vom Dermatogen allein gebildet (die in der Literatur sich findende Angabe, dass die *Elodea*-Blätter ausschliesslich Dermatogenerzeugnisse seien, beruht auf einem Irrthum, entsprungen aus der Betrachtung nicht durch die Mittellinie des Blattes geführter Schnitte). Aehnlich bildet sich auch die Spatha von *Vallisneria* nach WARMING grösstentheils aus dem Dermatogen (Forgreningsforhold etc. pag. VII. d. französ. Résumé's). Wir können also, wenn wir zunächst die Cormophyten ins Auge fassen, die Blätter bezeichnen als hervorgegangen aus der Rindensubstanz des Stammvegetationspunktes. Die Richtigkeit dieser Bezeichnung wird dadurch ferner erwiesen, dass in der That der untere Theil von Blattanlagen sehr häufig mit in den Aufbau der Stengelrinde eingeht, wie dies die verschiedensten Beispiele zeigen. Sehr auffallend z. B. die Laubmoose. Dieselben besitzen einen Vegetationspunkt, der mit einer dreiseitig-pyramidalen Scheitelzelle endigt. Diese liefert drei Reihen von Segmenten, aus jedem Segment geht eine Blattanlage hervor, welche die ganze freie Oberfläche des Segmentes in Anspruch nimmt (a a Fig. 39.) Der Vegetationspunkt ist also ganz bedeckt mit Blattanlagen, zwischen denen eine freie Stengeloberfläche nicht zu sehen ist. Diese kommt erst dadurch zu Stande, dass von der papillenförmigen Blattanlage durch die »Blattwand« b unten ein Stück abgeschnitten wird, das nun zum Aufbau der Stammrinde dient. Ganz ähnlich ist es bei den Equiseten, wo indes die Blattanlage schon eine vielzellige Protuberanz, aus Oberflächenzellen des Stengels hervorgegangen, darstellt. Die jüngste

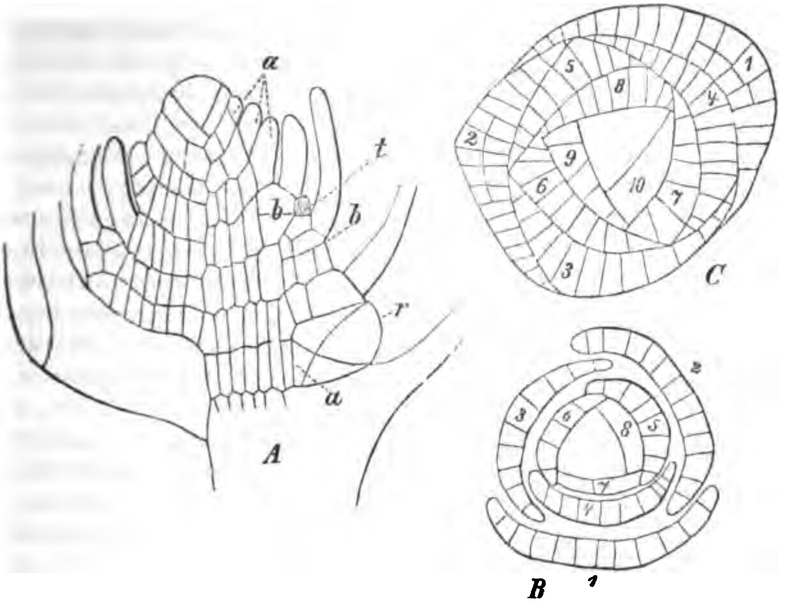


Fig. 39. (B. 860.)

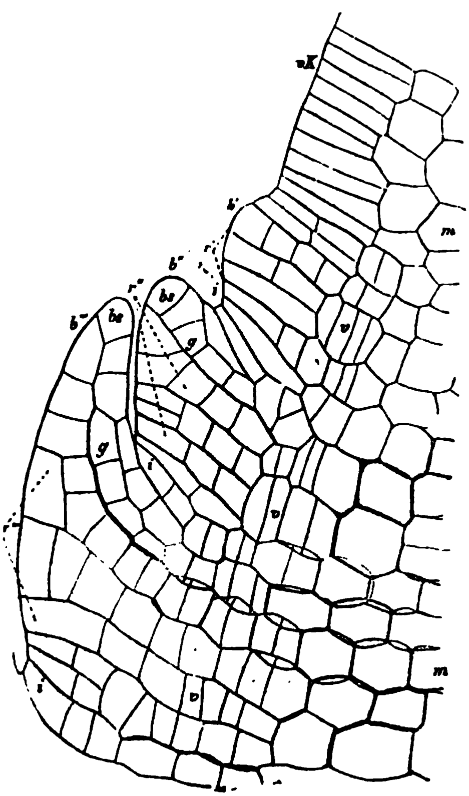
A Längsschnitt durch eine Sprossspitze von *Fontinalis antipyretica* (nach Leitgeb). Aus jedem Segmente geht ein Blatt hervor, das Segment wird zunächst durch eine Perikline (»die Blattwand«) a in eine innere und eine äussere Zelle zerlegt, aus ersterem geht die Hauptmasse des Stengelgewebes, aus letzterem Blatt und Stammrinde hervor. Die letztere wird von der Basis der Blattanlage abgetrennt durch die Antikline b, die »Basilarwand« (vergl. Bd. II. pag. 372 ff.

Blattanlage in Fig. 40 ist b'. Sie stellt einen gewölbten Höcker dar. Allein nur die eine Hälfte derselben, nur die zwei obersten Zellreihen desselben (im medianen Längsschnitt) werden zur Bildung eines Scheidenblattes verwendet, der ganze untere, mit rs bezeichnete Theil dagegen geht in der Bildung der Stammrinde auf. Die Vergleichung mit den weiter unten stehenden Blattanlagen b'' und b''' zeigt dies aufs deutlichste, der obere Theil derselben ist schon zu einer schmalen Lamelle ausgewachsen, während die unteren Theile o'' und v''' schon deutlich als Theile der Stammrinde erscheinen. Anders, wenn aus der Blattanlage ein Sporangienträger (Sporophyll) wird. Dann wird die ganze Blattanlage zur Bildung des Sporophylls verwendet, eine asymmetrische Entwicklung derselben wie bei der vegetativen Region findet also nicht statt. Ein ganz ähnlicher Vorgang, wie der eben für *Equisetum* geschilderte, liesse sich noch für eine ganze Anzahl von Pflanzen anführen. Sehr auffallend tritt er z. B. hervor bei den *Pinus*-Arten. Der Hauptstamm trägt hier in erwachsenem Zustand normal nur Schuppen- (Nieder-) Blätter. Unterhalb jedes dieser Blätter verläuft auf der Stammoberfläche ein Längswulst von Rindengewebe, das sogen. Blattkissen, dessen Ursprung auf die Blattbasis zurückzuführen ist, ganz ähnlich wie bei *Equisetum*, nur dass die Differenzirung bei *Pinus* erst später eintritt. Principiell die nämlichen Vorgänge finden wir, wie schon Hofmeister hervorgehoben hat¹), auch bei manchen Thallo-

---

¹) Morphol. pag. 520.

phyten, von denen wieder *Chara* das prägnanteste Beispiel liefert. Auch **hier** nämlich findet eine »Berindung« der Stengeloberfläche von den Blattbasen **aus** statt, und zwar in der Weise, dass aus dem Basilarknoten jedes Blattes **ein** »Rindenlappen« nach oben und **einer** nach unten, über die Internodialzelle des Stammes hinwächst, so dass das Stämmchen von einer aus den dicht sich berührenden Rindenlappen gebildeten Rinde überzogen wird.



(B. 361.) Fig. 40.

Equisetum Telmateja, linke Hälfte eines radialen Längsschnittes unterhalb des Scheitels einer unterirdischen Knospe (im September); vK unterer Theil des Vegetationskegels; b', b'', b''' Blätter, bs deren Scheitelzellen; r', r'', r''' Rindengewebe der entsprechenden Internodien; m, m Mark; gg Zellschicht, aus welcher das Gefässbündel des Blattzipfels entsteht (nach Sachs).

Diese anatomischen Thatsachen bestätigen also die aus den Beobachtungen der am Vegetationspunkt stattfindenden Vorgänge gewonnene Anschauung, dass die Blätter Auswüchse der Rindensubstanz des Stammvegetationspunktes sind. Nicht selten sehen wir diese Rindensubstanz auch Auswüchse bilden, die zu wenig individualisirt sind, um als Blätter bezeichnet werden zu können. So besitzt z. B. *Ammobium alatum* an der Stengelbasis eine Rosette wohlentwickelter einfacher Blätter, am blühenden Stengel aber erscheinen dieselben sehr reducirt, ihre Funktion wird ersetzt durch breite Lamellen, welche als »Flügel« an den Kanten des Stengels sitzen. Bei *Symphytum*, *Carduus*-Arten u. a. sind ebenfalls solche Answüchse des Stengels vorhanden, die sich aber hier direkt an die Blätter ansetzen (*»folia decurrentia«*) ein Ausdruck, der den hierbei stattfindenden, übrigens entwicklungsgeschichtlich noch näher zu untersuchenden Vorgang nicht präcis bezeichnet. Und in zahlreichen anderen Fällen, wie bei den Cacteen und anderen »Fettpflanzen« findet Blattbildung überhaupt nicht statt, sondern die Rindensubstanz des Stengels ist als assimilirendes Gewebe ausgebildet.

Es erhellt aus dem Gesagten, dass die Gewebeschichten des Blattes in die des Stammes direkt übergehen. Von der Epidermis leuchtet es ohne Weiteres ein, dass die der Blattanlage die direkte Fortsetzung der Stengelepidermis ist. Wo, wie bei den Angiospermen schon am Vegetationspunkt die Epidermis differenzirt ist, baucht sich dieselbe beim Hervortreten eines Blatthöckers entsprechend aus, indem sie mitwachsend die Blattanlage überzieht. Ebenso ist das (oder die) in das Blatt eintretende Gefässbündel immer in Communication mit dem Stammgefässbündel, in einer Weise, deren Darstellung Aufgabe der Anatomie ist.

Dies sind die örtlichen Beziehungen des Blattes zur Sprossachse. Was die allgemeinen Wachsthumsverhältnisse des Blattes betrifft, so unterscheidet es sich von den Stammorganen bekanntlich vor Allem meistens dadurch, dass das Wachsthum ein frühe begrenztes ist. Dafür ist das Wachsthum ein rascheres als das des Stengeltheils, welcher das betreffende Blatt trägt, die Blätter wachsen über die Stengelspitze hinaus, und bilden dieselbe einhüllend eine Knospe. Durch Streckung der Internodien werden successiv die älteren Blätter von der Knospe entfernt, nachdem sie sich meist schon vorher entfaltet haben. Zur Zeit der Entfaltung ist das Gewebe des Blattes bei den Samenpflanzen (Gymnospermen und Angiospermen) meist schon in den Dauerzustand übergegangen, Theilungen finden in den Zellen nicht mehr statt, wohl aber noch bedeutende Volumvergrösserung. An Ausnahmen fehlt es auch hier nicht. So besitzten *Guarea*[1]) und andere Meliaceen gefiederte Blätter, die nach ihrer Entfaltung noch fortwachsen, der gemeinsame Blattstiel erscheint dann mit einer Knospe beschlossen, aus welcher noch längere Zeit hindurch in akropetaler Folge neue Fiederblättchen hervorgehen. Was hier Ausnahme ist, das ist bei den Farnen Regel. Hier wächst das Blatt auch, nachdem es in seinem unteren Theile entfaltet ist, an seiner Spitze weiter, und bildet hier eventuell neue Fiederblättchen. In excessiver Weise findet dieses Weiterwachsen bei einigen (ob allen?) Gleichenien[2]) statt, da es hier mehrere Vegetationsperioden hindurch andauert. Die eingerollte Blattspitze bildet dabei zur Ruhezeit scheinbar eine Knospe in einer Gabeltheilung des Blattes, um sich dann später weiter zu entwickeln. Die am Ende einer Vegetationsperiode gebildeten Seitenblättchen sollen sogar kleiner sein, als die andern, also ganz ähnlich wie auch die Sprosse der Holzpflanzen gegen das Ende der Vegetationsperiode hin verkümmerte Blattformen zu erzeugen pflegen. Es giebt also Blätter[3]) die in ihrer Entwicklungsfähigkeit den Sprossachsen wenig nachgeben. Der gewöhnliche Fall ist aber der oben erwähnte. Anfangs allerdings findet überall die lebhafteste Neubildung an der Spitze der Blattanlage statt, der Vegetationspunkt derselben ist ein apikaler. Bei *Chara* z. B. entsteht die Blattanlage, indem sich eine Aussenzelle des Stammknotens hervorwölbt, und zur Blattscheitelzelle wird. Anfangs eine Papille darstellend wächst sie zu einem annähend cylindrischen Schlauche heran, der sich nun durch, in der Richtung von unten nach oben auftretende Querwände gliedert. Auch die Bildung der Blattknoten findet in akropetaler Richtung statt, der Vegetationspunkt behält hier dauernd, wie bei den Farnen seine apikale Lage bei, und nach dem Aufhören der Segmentbildung findet nur noch eine Volumvergrösserung aller angelegten Theile statt. Aehnlich ist es bei manchen Moosen. Die Blattanlage (vergl. Fig. 39) ist auch hier eine Zelle, die sich zur Blattscheitelzelle gestaltet. Diese bildet zwei in der Blattebene gelegene Segmentreihen, aus denen das Gewebe des (mit Ausnahme der Mittelrippe einschichtigen) Blattes hervorgeht. Bei *Mnium punctatum*[4]) *Hedw.* schreitet auch die weitere Ausbildung des Blattes von unten nach oben vor, in andern Fällen, wie bei *Sphagnum* findet das Umgekehrte statt: nach Beendigung des Spitzenwachsthums schreitet der Differenzirungsprocess, durch welchen die eigenthümliche Struktur des Sphagnumblattes eingeleitet wird[5]), von oben nach unten vor (vergl. Nägeli, a. a. O.) es treten also zuerst an der Blattspitze die Theilungen auf, durch welche die Sonderung der Blattzellen in rhombische, ihren Inhalt verlierende und in langgestreckte, chlorophyllführende Zellen vollzogen wird. Bei *Polytrichum*, *Catharinea*, *Fissidens* u. a. findet sich dicht über der Blattbasis ein interkalarer Vegetationspunkt, aus dessen Thätigkeit der grösste Theil des Blattes hervorgeht[1]).

---

[1]) Vergl. SCHACHT, Beiträge zur Anat. und Phys. der Gew., pag. 23. — SCHACHT hält das Guareablatt irrthümlicherweise für einen Zweig.

[2]) Vergl. BRAUN, Verjüngung, pag. 125.

[3]) Dass die früher gemachten Einwendungen gegen die Blattnatur der Farnblätter heut vollständig antiquirt erscheinen, braucht wohl kaum betont zu werden.

[4]) NÄGELI, Pflanzenphysiolog. Untersuchungen I, pag. 84.

[5]) Vergl. II. Bd. dieses Handbuches, pag. 393.

Nur wenig von dem oben erwähnten verschieden ist die Wachsthumsvertheilung in den jungen Blättern der Samenpflanzen (mit den oben erwähnten Ausnahmen). Auch hier bildet sich, nachdem der primäre, an der Spitze gelegene Vegetationspunkt seine Thätigkeit eingestellt hat, an der Blattbasis ein neuer Vegetationspunkt, oder mit andern Worten, während ursprünglich die ganze Blattanlage aus embryonalem Gewebe besteht, und an der Spitze (bei der Mehrzahl der Blätter) die Anlage der Verzweigungen des Blattes stattfindet, verliert späterhin das Gewebe der Blattspitze am frühesten seinen embryonalen Charakter, während die Blattbasis ihn beibehält. Beispiele für diesen Satz werden unten bei der Besprechung der Formentwicklung des Blattes anzuführen sein. Hier mag hervorgehoben werden, dass bei den mit einem Blattstiel versehenen Dicotylenblättern der Blattstiel sich immer erst nach der Blattlamina bildet, er verdankt seine Entstehung eben der Thätigkeit des an der Blattbasis gelegenen Vegetationspunktes. Dass auch bei vielen Sprossachsen interkalare Vegetationspunkte vorkommen, wurde oben schon hervorgehoben. Als Beispiel für dies interkalare Wachsthum der Blattbasis mögen z. B. die Blattscheiden der Gräser genannt werden, deren Wachsthum ausschliesslich auf der Thätigkeit eines interkalaren Vegetationspunktes beruht. An einem jungen Blatte von *Glyceria spectabilis* betrug die Länge der Blattlamina 4 Millim., die der Blattscheide 0,1 Millim. Am erwachsenen Blatte dagegen erreicht die Blattscheide eine Länge von ca. 30 Centim.

2. Formentwicklung des Blattes. Die Form, unter welcher die Blattanlagen am Vegetationspunkte der Sprossachsen zuerst sichtbar werden, ist entweder die eines Höckers oder die eines Wulstes. Beide Fälle sind natürlich nur graduell verschieden, und im ersteren findet späterhin auch noch ein Breitenwachsthum der Blattbasis statt, so dass die Blattanlage wie im letzteren Falle mit breiter Basis dem Stengelvegetationspunkte aufsitzt. Allein auch der Fall kommt, wie es scheint, vor, dass zur Bildung einer Blattanlage, oder zur Bildung der gemeinschaftlichen Basis, auf welcher mehrere Blätter auftreten, sich das Aussengewebe des Stengelvegetationspunktes in Form eines ringförmigen Walles erhebt. So (nach Eichler) bei der Blattbildung der Platane. Sehr häufig ist diese Entstehungsart bei wirtelig gestellten Blättern: es treten dann nicht die einzelnen Blattanlagen gesondert auf, sondern es bildet sich zuerst ein Ringwulst, aus dem dann die Spitzen der einzelnen Blattanlagen erst hervortreten. So bei den Blattscheiden der Equiseten, den zweigliedrigen, mit eigenthümlichen Stipularbildungen versehenen Blattwirteln von *Galium*, manchen Blumenkronen etc. Gewöhnlich bleiben die zwischen den einzelnen Blattanlagen gelegenen Partieen des gemeinsamen Ringwalls so früh in der Entwicklung zurück, dass sie beim fertigen Blattwirtel nicht zu sehen sind; bei *Equisetum* dagegen gestaltet sich die Blattbasis zur »Scheide« der die, einzelnen Blattanlagen entsprechenden, Zähne aufsitzen, und auf der blattartigen Entwicklung der zwischen den zwei Blattanlagen gelegenen Theile des

---

[1]) Hofmeister, Vergl. Unters. pag. 64; Lorentz, Moosstudien pag. 10.

Blattringwalls beruht offenbar die Form der »*folia connata*« z. B. bei *Lonicera Caprifolium* u. a. In vielen Fällen, wo später die einzelne Blattanlage den Stengelvegetationspunkt ringförmig umfasst, ist dies indess nicht schon bei der ersten Anlage des Blattes der Fall. So z. B. bei den Gräsern mit geschlossener Scheide, als deren Beispiel *Glyceria spectabilis* unten näher behandelt werden soll. Hier entsteht die Blattanlage zuerst als halbseitiger Wulst am Stengelvegetationspunkt, bald aber greift sie auf die andere Seite über, so dass sie nun also ringförmig den Vegetationspunkt umfasst. Aus der anfangs nur in Form eines niedrigen Wulstes den Vegetationspunkt umfassenden Partie der Blattanlage geht später die Blattscheide durch interkalares Wachsthum hervor, während die Blattspreite aus dem zuerst angelegten Theile, der stets auch über die Blattbasis einseitig hervorragt, sich entwickelt.

Die Scheidung der Blattanlage in einen Spreitentheil und einen Basaltheil ist indess nicht überall schon mit der ersten Anlegung des Blattes gegeben. Vielmehr finden wir in allen untersuchten Fällen die Blattanlage zuerst in Form eines aus embryonalem Gewebe bestehenden ungegliederten Zäpfchens oder Blättchens. Wir bezeichnen es in diesem Zustand mit Eichler (a. a. O. pag. 7) als Primordialblatt, womit zugleich die Unrichtigkeit des Trécul'schen Satzes »*la gaîne précède la lame*« gegeben ist — die Blattscheide wird vor der Blattlamina angelegt, — ein Satz, dessen Nichtzutreffen aus der ganzen folgenden Darstellung hervorgehen wird. Das Primordialblatt gliedert sich fernerhin in zwei Theile, die aber nicht etwa scharf von einander markirt sind, sondern sich nur durch den Antheil unterscheiden, den sie am ferneren Wachsthum der Blattanlage nehmen. Der dem Stengelvegetationspunkt aufsitzende Theil der Blattanlage, der Blattgrund, nimmt nämlich an der weiteren Differenzirung der Blattanlage keinen Antheil, oder doch nur insofern, als auch hier bei vielen Pflanzen zu beiden Seiten der Blattanlage je ein Auswuchs hervorgeht, diese beiden Sprossungen des Blattgrundes werden als Nebenblätter oder Stipulae bezeichnet. In vielen Fällen gewinnt der Blattgrund eine scheidenförmige Ausbildung, so namentlich bei den Gräsern. Der über dem Blattgrund gelegene Theil der Blattanlage, das »Oberblatt« ist derjenige, aus welchem die Blattspreite hervorgeht, ist dieselbe im fertigen Zustand gegliedert (also z. B. gefiedert) oder getheilt, so kommt dies durch Verzweigung des Oberblattes zu Stande. Der Blattstiel ist überall erst späterer Entstehung, er wird zwischen Oberblatt und Blattgrund eingeschoben, d. h. er entsteht aus der zwischen beiden gelegenen Partie der Blattanlage, welche die Eigenschaften eines interkalaren Vegetationspunktes erhält. Dass in vielen Fällen Blattstiele überhaupt nicht gebildet werden, braucht wohl kaum betont zu werden.

Bei stiellosen ungegliederten Blättern wie denen der Laubmoose, der Lycopodiaceen und der meisten Coniferen ist die Entwicklung des Blattes natürlich eine sehr einfache und besteht im Wesentlichen nur in unbedeutenden Form- nd Grössenveränderungen der Blattanlage, auf die hier nicht eingegangen zu erden braucht. Da, wo bei den Coniferen, wie z. B. bei *Gingko biloba*, Blätter orkommen, die deutlich in Blattspreite und Blattstiel gegliedert sind, schliesst uch der Entwicklungsgang sich dem oben kurz skizzirten an. An der Blattanlage von *Gingko*[1] zeigt sich früher schon die symmetrische Theilung der Blattpreite, ähnlich wie dies z. B. auch bei den Blättern von *Utricularia* der Fall t. Der Stiel tritt auch hier erst nach der Blattlamina auf, von welch letzterer noch die eigenthümliche schneckenförmige Einrollung jeder ihrer beiden Hälften zu erwähnen ist.

---

[1] Vergl. Trécul, a. a. O. pag. 178—183.

Besonderes Interesse unter den Coniferenblättern bieten die eigenthümlichen »Doppelnadeln« von *Sciadopitys*.¹) Sie stehen in den Achseln kleiner Schuppen am Stamme, nehmen also dieselbe Stellung ein, wie die Kurztriebe von *Pinus*. Auf die Thatsache gestützt, dass die Nadeln von zwei vollkommen von einander getrennten Gefässbündeln durchzogen sind, welche von dem für die Coniferenblätter eigenthümlichen »Transfusionsgewebe« umschlossen sind, sprach Mohl die Ansicht aus, es seien diese Nadeln aus der Verwachsung der beiden ersten Blätter eines im Uebrigen verkümmernden Achselsprosses der Schuppe entstanden. Die von Strasburger mitgetheilte Entwicklungsgeschichte dieser Gebilde ist sehr eigenthümlich, bedarf aber, wie ich glaube, noch erneuter, namentlich histiologischer Prüfung. Es entsteht in der Achsel der Schuppen eine Achselknospenanlage, welche früh schon einen deutlichen medianen Einschnitt am Scheitel zeigt, der auch an der fertigen »Doppelnadel« noch erkennbar ist. Nach Strasburger's Darstellung ist dieses ganze Gebilde als Anlage der Doppelnadel zu betrachten: es wächst, nachdem das Scheitelwachsthum frühe aufgehört hat, wie andere Nadeln an seiner Basis. Es ginge also der Scheitel des Achselsprosses hier in die Bildung der Nadeln auf, die letzteren aber wachsen nicht gesondert, sondern durch interkalares Wachsthum ihrer gemeinsamen Basis. Kein Zweifel, dass das Gebilde einer Kurztriebanlage von *Pinus* entspricht, an der nur zwei Blattanlagen angelegt werden. Allein die Deutung der Doppelnadel als aus zwei verwachsenen »Blättern« gebildet, erscheint mir keineswegs zweifellos, obwohl Strasburger auch bei *Pinus sylvestris* und *P. Pumilio* Doppelnadeln gefunden hat. Wir kennen deren Zustandekommen nicht, sie können recht gut durch wirkliche Verwachsung zweier Nadeln, wobei aber der Vegetationspunkt des Kurztriebes an der Basis zurückbleibt, die Nadeln mit einer zugewendeten Seitenkante verschmelzen, entstanden sein. Bei *Sciadopitys* geht aber der Haupttheil der Nadel aus dem unterhalb des Vegetationspunktes der Achselknospe befindlichen Theile der letzteren selbst hervor. Dies ist ein in der vegetativen Region sonst ohne Beispiel dastehender Fall, und nach der gewöhnlichen Terminologie haben wir also die Doppelnadel von *Sciadopitys* vielmehr als einen blattähnlichen Zweig, ein Cladodium, aufzufassen, das an seiner Anlage die Spitzen zweier Nadeln als kleine Spitzen trägt, trotz der anatomischen Thatsachen, welche insofern nicht sehr schwer ins Gewicht fallen, als wir Cladodien, die in ihrem Baue mit den Blättern übereinstimmen, auch sonst kennen. An der Bezeichnung liegt aber im Grunde nicht viel, denn Thatsache bleibt in beiden Fällen, dass aus dem Achselspross ein Gebilde hervorgeht, dass in seinem Baue übereinstimmt mit zwei an einer Seitenkante miteinander vereinigten Blättern.

Von den Gnetaceen seien hier noch die eigenthümlichen Blätter von *Welwitschia mirabilis* erwähnt. Die erwachsene Pflanze besitzt überhaupt nur zwei Laubblätter. Es sind dies die ersten auf die Kotyledonen folgenden und mit ihnen gekreuzten, sie werden aber sehr lang, indem sie an ihrer Basis ständig nachwachsen.

Die Blätter der Cycadeen, welche in einigen Beziehungen (z. B. Fiederung, eingerollte Knospenlage der Fiederblättchen) mit denen der Farne übereinstimmen, entwickeln sich anders als die Farnblätter. Während diese durch ihr dauerndes Spitzenwachsthum ausgezeichnet sind, und demgemäss auch die Fiederblättchen (wo solche vorhanden sind, manche Farnblätter sind bekanntlich ungegliedert, andere wie es scheint dichotom verzweigt) in streng akropetaler Reihenfolge auftreten, ist dies bei den untersuchten Cycadeen²) nicht der Fall, vielmehr stimmen dieselben mit der Blattentwicklung der Angiospermen überein. Die erste Anlage der Blätter erfolgt wie bei den letzteren unter der Epidermis, die Fiederblättchen aber entstehen bei *Ceratozamia* in basipetaler Richtung, bei *Cycas*, wie

---

¹) Mohl, Morphol. Betrachtungen des Blattes von *Sciadopitys*, Botan. Zeit. 1871, pag. 101; Strasburger, Die Coniferen und die Gnetaceen. pag. 382 ff.

²) Warming, récherches et remarques sur les Cycadées, pag. 7 d. Sep.-Abdr.

es scheint von der Blattmitte aus nach oben und unten fortschreitend, im letzteren Falle also ebenso, wie dies unten z. B. von *Achillea Millefolium* u. a. zu erwähnen sein wird.

Die Monokotyledonen besitzen meist einfache Blätter mit ungegliederter Blattspreite und entbehren sehr häufig einen Blattstiel[1]), der dann ersetzt wird durch eine Blattscheide, so z. B. bei den Gräsern, von denen die oben erwähnte *Glyceria spectabilis* als Beispiel für die Blattentwicklung dienen mag.

Das ausgebildete Blatt besteht aus einer Blattscheide, die allseitig geschlossen ist, und (in einem Einzelfall) eine Länge von 30 Ctm. besitzt und aus einer Blattlamina. Entfernt man die erwachsenen Blätter, so zeigt sich, dass bei den noch nicht ausgewachsenen das Verhältniss von Scheide und Spreite ein ganz anderes ist, so z. B. Spreite: 30 Millim., Scheide: 0,5 Millim.; Spreite 4 Millim. Scheide — (approximativ) — 0,1 Millim. Die Scheide erreicht ihre beträchtliche Grösse also erst durch die Thätigkeit eines interkalaren Vegetationspunktes. Die jüngste Blattanlage an dem massigen Vegetationskegel hat die Form eines Wulstes, der aber noch nicht ganz um den Vegetationspunkt herumgreift[2]), erst bei dem zweitjüngsten Blatte gewinnt die Blattanlage die Form eines kreisförmigen Walles, dessen eine Seite, die, an der die Lamina entsteht, von Anfang an etwas höher ist als die gegenüberliegende. Diese Seite wächst stärker während der stengelumfassende Blattgrund sich durch interkalares Wachsthum zur Blattscheide aus-

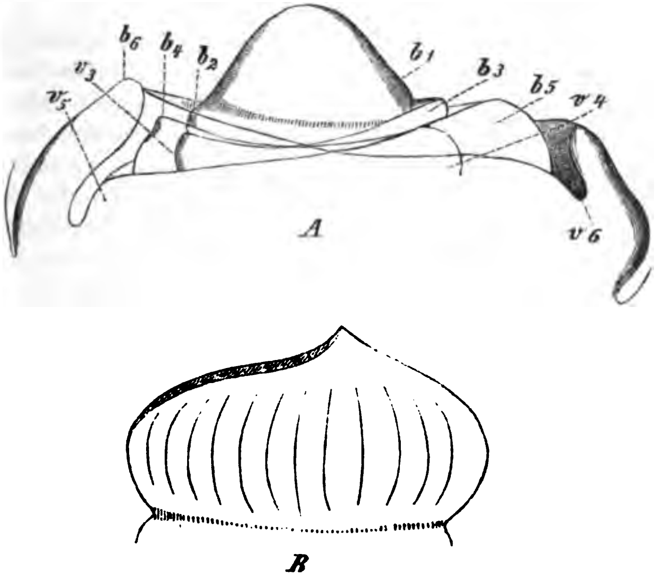


Fig. 41. (B. 862.)

Glyceria spectabilis. A Vegetationspunkt mit sechs Blattanlagen b^1—b^6 mit ihren Scheidentheilen v_1—v_6, B ältere Blattanlage, die Scheide ist noch sehr kurz.

---

[1]) Es ist klar, und wird auch aus dem Folgenden hervorgehen, dass zwischen Blattstiel und Blattscheide irgend welche scharfe Grenze nicht zu ziehen ist. Bei vielen Pflanzen mit gestielten Blättern z. B. Ranunculaceen geht der Blattstiel allmählich in die Blattscheide über, oder der Stiel ist »scheidenförmig« wie bei manchen Umbelliferen. Wenn statt der Stielbildung Scheidenbildung eintritt, beruht dies darauf, dass die betreffende Zone über dem Blattgrunde sich nicht so sehr verschmälert, d. h. in ihrem Breitenwachsthum nicht so sehr zurückgeblieben ist, wie dies bei der Entwicklung von Blättern mit deutlich abgesetztem Stiel der Fall ist.

[2]) Die entgegenstehenden Angaben TRÉCUL's: *»un bourrelet non interrompu entoure aussi l'axe au debut de la feuille«* a. a. O. pag. 287 und EICHLER's sind also nicht zutreffend, und schon aus diesem Grunde kann die Blattscheide nicht früher angelegt sein als die Blattspreite.

bildet. Der Blattgrund ist aber anfangs sehr klein und gewinnt, wie erwähnt, erst durch interkalares Wachsthum seine Ausbildung zur Blattscheide. Von derselben scharf abgesetzt erscheint er erst nach dem Auftreten der Ligula, jenes hyalinen, hier mehrschichtigen Häutchens, das an der Grenze von Blattspreite und Blattscheide bei den Gräsern inserirt ist und wie mir scheint, wenigstens bei *Glyceria* eine Wucherung der Epidermis darstellt. Dass die eben geschilderte Blattentwicklung nicht so aufgefasst werden kann, wie TRÉCUL wollte, dass nämlich zuerst die Blattscheide sich bilde, ist klar. Die Blattanlage besitzt vielmehr anfangs weder Spreiten- noch Scheidentheil, der erstere wächst nicht aus dem letzteren hervor, sondern beide differenziren sich erst im weiteren Verlaufe der Entwicklung. Was die Blattscheide betrifft, die später eine Röhre darstellt, so mag hier noch darauf hingewiesen sein, dass dieselbe nicht etwa als durch Verwachsung der Ränder einer ursprünglich offenen Scheideanlage zu Stande gekommen zu denken ist, wie dies conform früheren Anschauungen auch SCHLEIDEN, der derartigen »Fiktionen« sonst so abhold war, wollte.[1] Vielmehr kommt die geschlossene Blattscheide dadurch zu Stande, das das Achsengewebe in Form eines Ringwalles sich über die Oberfläche des Vegetationspunktes erhebt, und dieser Ringwall dann später zu der Blattscheidenröhre auswächst, während bei Gräsern mit »offener« Blattscheide das Wachsthum der letzteren ein ähnliches ist wie das der Lamina von *Glyceria*, nur dass die Scheide später sich nicht ausbreitet, sondern dem Internodium dicht anliegt.

Aehnliche Blattformen (wobei nur die Blattscheide nicht ganz übereinstimmt) wie die Gräser, besitzen eine ganze Anzahl anderer Monokotylen, und wir dürfen annehmen, dass denselben auch eine, mit der geschilderten übereinstimmende Blattentwicklung zukommt.

Auch Monokotylenblätter, die im fertigen Zustand von denen der Gräser oder Liliaceen auffallend abweichen, wie z. B. die der *Allium*-Arten, kommen durch relativ geringfügige Modificationen des oben geschilderten Entwicklungsganges zu Stande. Vor Allem ist hervorzuheben, dass die Höhlungen, welche sich im Innern der Blätter mancher *Allium*-Arten (z. B. *Allium fistulosum)* finden, sekundärer Natur sind, erst später durch Vertrocknen und Auseinanderzerren des inneren Gewebes der Lamina entstehen (also »rhexigene« Hohlräume darstellen), ganz auf dieselbe Weise also, wie die centralen Hohlräume in manchen Stengeln, z. B. denen der Umbelliferen. Das Blatt von *Allium Schoenoprasum* wird, wie das der Gräser als ein den Vegetationspunkt früh umfassender Ringwall angelegt, dessen basaler Theil sich dann später zu der (unten) geschlossenen Blattscheide gestaltet. Das Oberblatt aber erfährt schon früh ein im Querschnitt allseitig annähernd gleichmässiges Wachsthum und gewinnt so annähernd kegelförmige Gestalt. B in Fig. 42 zeigt ein weiter vorgeschrittenes Stadium. Hier hat sich die kegelförmige Blattlamina aufgerichtet, und die Blattscheide umfasst den Vegetationspunkt mit den nächst jüngeren Blattanlagen. Sie ist aber nur an einer kleinen Stelle offen, und dies ist die einzige Communikation des Vegetationspunktes mit der Atmosphäre, resp. mit den ebenfalls nach aussen geöffneten Zwischenräumen zwischen den andern, älteren Blättern. Wie die Form des Blattes in B aus den in A zu Stande kommt, ist ohne weitere Beschreibung leicht ersichtlich, ebenso, dass die Blattlamina oben geschlossen sein muss. Andere *Allium*-Arten haben an Stelle der rundlichen Scheidenöffnung einen Längsspalt.

---

[1] Grundzüge II. pag. 185.

Ganz ähnlich wie die geschilderten *Allium*-Blätter entwickeln sich offenbar auch die eigenthümlichen, radiär gebauten und ganz wie »sterile Halme« aussehenden Blätter mancher *Juncus*-Arten, deren Blattnatur man bei sorgfältiger Betrachtung ihrer Basis, wo die kleine Blattscheide sich befindet, erkennt.

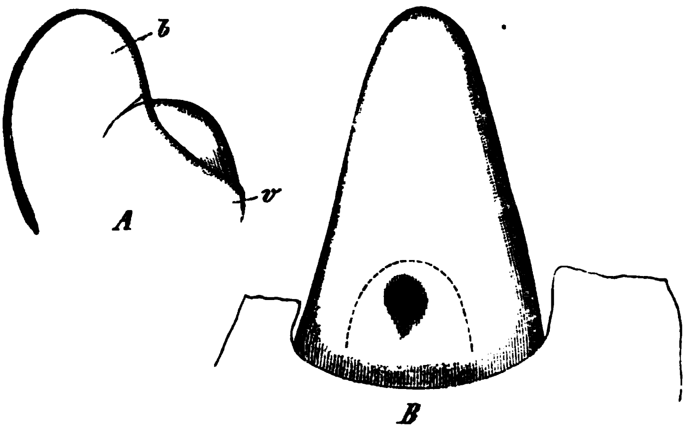


Fig. 42. (B. 863.)

Allium Schoenoprasum. Blattentwicklung. A Vegetationspunkt mit Blattanlage (b) die Blattspreite derselben hat sich schon bedeutend verdickt (sie erhält später annähernd kreisförmigen Querschnitt). Die Blattscheide (v) ist noch kurz, rechts ist der vom Blatt umfasste Spross-Vegetationspunkt. B älteres Blatt von vorn gesehen: Die Blattscheide ist unten geschlossen und umfasst den Vegetationspunkt mit den nächst jüngeren Blattanlagen (von denen eine angedeutet ist), so dass nur eine rundliche Oeffnung nach aussen führt.

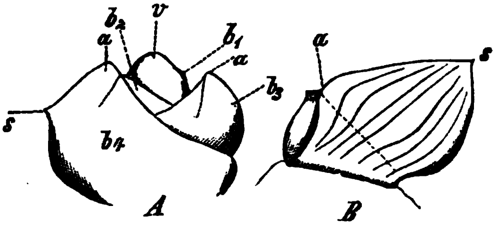


Fig. 43. (B. 864.)

Iris variegata, Blattentwicklung. v Stengelvegetationspunkt b_1—b_4 Blätter, S Scheitel der Blattlamina, a Ende der Blattscheide.

Etwas abweichender ist die Blattentwicklung von *Iris*.[1] Die *Iris*-Arten besitzen bekanntlich »schwertförmige« Blätter, d. h. die Blätter sind nicht dorsiventral gebaut, derart dass sie eine der Lichtseite zugekehrte Ober- und eine von ihr verschieden gebaute Unterseite besitzen, sondern die Blattspreite ist vertikal gestellt, und besitzt, wie dies auch bei andern ebenso orientirten Blättern (z. B. den Blättern erwachsener Pflanzen von *Eucalyptus globulus* etc.) der Fall ist, zwei gleich gebaute Seiten. Die Blattanlage hat auch hier dieselbe Form wie die oben beschriebenen, und ist auch hier bei ihrem Sichtbarwerden noch nicht stengelumfassend (Fig. 43 A b_1), was sie indess bald darauf wird (Fig. 43 A b_2). Das Primordialblatt wächst nun heran wie eine gewöhnliche Blattanlage. Ihr Scheitel, in der Fig. mit a bezeichnet, wird sonst zur Spitze der Blattlamina. Am *Iris*-Blatte aber liegt er später (vergl. Fig. 43 B) an der Stelle, wo die Blattspreite in die Blattscheide übergeht. Diese »Verschiebung« erklärt sich aus der Entwicklungsgeschichte. Die Blattanlage erfährt bald (b_3 in Fig. 43 A) ein starkes Flächenwachsthum, und erhält in Folge davon eine kahn- oder kapuzenförmige Gestalt. Auf ihrem Rücken ist das Flächenwachsthum am stärksten. Hier behält eine Stelle den Charakter des Vegetationspunktes (s in b_4 Fig. 43 A), es bildet sich eine Hervorstülpung, die Anlage der »schwertförmigen« Lamina. Dieselbe ist aber nur da hohl, wo sie in die Scheide übergeht, in ihrem übrigen Hauptheile von Anfang an eine solide Gewebeplatte. Es sind an der Blattanlage jetzt also zwei Scheitel, der ursprüngliche a und der neue s. Bald erhält die Laminaranlage aber wirklich terminale Stellung. Den Uebergang dazu veranschaulicht das grössere Blatt in Fig. 43 B; wo der Blattgrund (der sich später zur Blattscheide entwickelt) von der Laminaranlage durch eine gestrichelte Linie abgegrenzt ist. Die Spreitenanlage hat zwar noch seitliche Stellung, ihre Mittellinie ist aber schon um ca 45° gehoben, der ursprüngliche Scheitel a dagegen nimmt seitliche Stellung ein.[1]

---

[1] Vergl. Trécul, a. a. O. pag. 286. Comptes rendus T. XI. pag. 1047; Goebel, Botan. Zeit. 1881. pag. 96.

Eine Verzweigung der Blattlamina, wie sie bei den Dikotylen so häufig ist, kommt bei den Monokotylen, wie es scheint nur gewissen Aroïdeen (*Arum, Sauromatum* u. a., welche eine genauere Untersuchung verdienen) zu. So bei Arten von *Anthurium*, wo nach ENGLER eine dichotome Verzweigung der Blattlamina vorliegen soll. Nähere Angaben darüber existiren nicht. Die gegliederten Blätter vieler Palmen, der *Monstera*- und *Pothos*-Arten dagegen entstehen auf ganz andere Weise, als die gegliederten Blätter der Dikotylen. Es handelt sich hier nämlich nicht um eine Verzweigung der Blattlamina, sondern um eigenthümliche, näher zu schildernde Vorgänge. *Monstera*- und *Philodendron*-Arten haben Blätter[2]), die einen gebuchteten Rand besitzen und ausserdem auf der Blattfläche zwischen den Hauptnerven an verschieden grossen Stellen scharf umschriebene Löcher zeigen. Die Einbuchtungen sowohl als die Löcher entstehen auf dieselbe Weise, nämlich durch Absterben bestimmter Gewebepartien der jungen, einfachen, d. h. nicht gegliederten Blattlamina. Dies Absterben geschieht bei *Philodendron pertusum* sehr frühe[3]), bei Blättern, die etwa eine Länge von 8 Millim., eine Breite von 1 Millim. erreicht haben. Das an nicht näher bestimmten Stellen gelegene aus gleichartigen Zellen bestehende Gewebe in Form scharf abgegrenzter Flecke bräunt sich, während die angrenzenden Zellen sich tangential zum Rande der absterbenden Schuppen theilen, so dass das Gewebe hier ein peridermartiges Aussehen erhält. Bei weiterem Breitenwachsthum des Blattes trennt sich die Schuppe glatt von dem übrigen Blattgewebe. Die äussersten Zellen des Randes der nach der Entfernung des abgestorbenen Gewebes entstandenen Loches entwickeln sich dann zu einer sekundären Epidermis[4]), die aber in allen Eigenschaften vollständig mit der primären Epidermis übereinstimmt, ein Vorgang, der auch insofern von Interesse ist, als er ein Beispiel für die Regeneration der Epidermis aus einem nicht dem Dermatogen angehörigen Gewebe liefert. Bei Verletzungen der Oberfläche von Blättern dagegen findet nicht Regeneration der Epidermis, sondern Verschluss der Wunde durch Korkbildung statt.

Ein ähnlicher Vorgang wie bei *Monstera*, nur in grösserem Maasstabe findet sich bei *Ouvirandra fenestralis*. Am fertigen Blatte ist das Gewebe zwischen den gitterförmig angeordneten Blattnerven fast vollständig verschwunden, auch hier in Folge eines allmählich eintretenden, aber nicht mit Bräunung verbundenen Absterbens des betreffenden Gewebes. Es geschieht dies hier jedoch erst, nachdem das Blatt aus dem Knospenzustand hervorgetreten ist. Die biologische Bedeutung des geschilderten Vorganges ist in beiden Fällen noch ganz dunkel.

---

[1]) Es erhellt aus der angeführten Entwicklungsgeschichte die Haltlosigkeit der früher zur »Erklärung« des *Iris*-Blattes aufgestellten Hypothese, wonach dasselbe gefaltet und mit seinen Rändern verwachsen sein sollte.

[2]) TRÉCUL, ann. des sciences nat. 4. Sér. t. I. pag. 39; F. SCHWARZ, über die Entstehung der Löcher und Einbuchtungen an dem Blatte von *Philodendron pertusum* SCHOTT, Sitz. Ber. d. Wien. Akad. d. Wiss. LXXVII. Bd. 1. Abth. 1878.

[3]) Bei *Pothos repens* erfolgt die Durchlöchernng nach TRÉCUL erst am entfalteten Blatte und beginnt an jeder Durchlöcherungsstelle mit dem Auftreten einer Luftlücke im Blattparenchym, worauf das dieselbe nach beiden Blattseiten begrenzende Gewebe zerreisst.

[4]) Vergl. auch HABERLANDT, Bd. II. dieses Handbuches, pag. 592.

Die Palmen besitzen theils gefiederte, theils zusammenhängende, nur am Rande fächerförmig eingeschnittene Blätter. Die Gliederung der Blattspreite beruht hier indess nicht auf einer Verzweigung derselben, sondern erfolgt durch Theilung der Spreite in bestimmte Abschnitte, eine Theilung, welche verbunden ist mit dem Absterben der die einzelnen Blattabschnitte ursprünglich verbindenden Streifen[1]), ein Vorgang, welcher in Parallele gesetzt werden kann, mit dem oben für *Monstera* Geschilderten. Die Entwicklungsgeschichte ist selbst für die wenigen Arten, bei denen sie untersucht ist, nur lückenhaft bekannt, wie die Vergleichung der folgenden, auf Untersuchung von *Chamaerops humilis (»macrocarpa«)* und *Phoenix reclinata* beruhenden Angaben mit denen Mohl's und Trécul's zeigen werden.

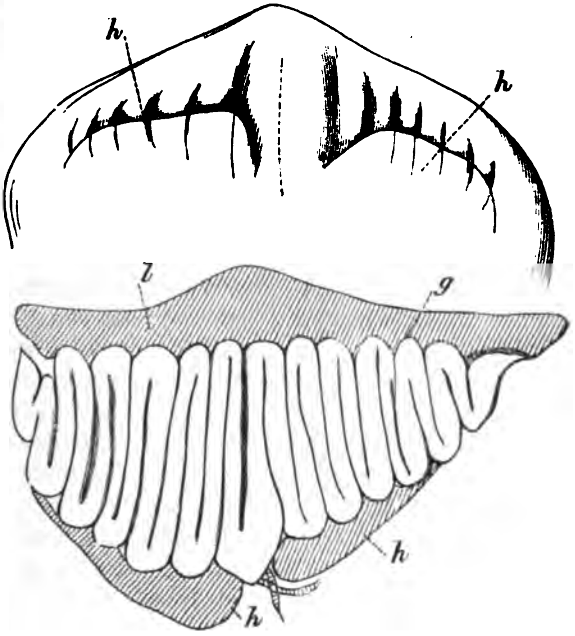


Fig. 44. (B. 365.)

Chamaerops macrocarpa. Oben Ansicht eines jungen Blattes von unten, die Blattfläche ist gefaltet, zwei Schuppen (h h) bedecken einen Theil derselben. Unten Querschnitt durch ein junges Blatt. Die Blattoberseite ist bedeckt von der Schuppe l, welche rechts (bei g) theilweise mit der Blattlamina verwachsen ist.

Junge Blätter der erwähnten *Chamaerops*-Art zeigen auf beiden Seiten der Blattfläche eine Anzahl paralleler Längswülste; die Längswülste der einen Blattfläche alterniren mit denen der andern. Dies ist die erste Andeutung der Längsfaltung des Blattes, die an etwas älteren Blättern (Fig. 44) im Querschnitt deutlich hervortritt. Das Blatt theilt sich später an seiner Spitze in so viele Lappen als Falten vorhanden sind: jeder der Wülste auf der Unterseite des Blattes bezeichnet die Stelle eines Mittelnerven der Blattabschnitte, die sich von einander trennen, indem ein Gewebestreifen der auf der Blattoberseite gelegenen Falten abstirbt. Die Falten gingen übrigens in den von mir untersuchten Blättern nicht bis zum oberen Blattrande, und ich vermuthe desshalb, dass auch der Blattrand und die Blattspitze absterben, wie dies bei *Phoenix* z. B. mit dem Blattrande sicher der Fall ist. Das Eigenthümlichste an den Blattanlagen ist, dass die Blattflächen beiderseits nicht frei, sondern von einer, aus einer ganzen Anzahl von Zellschichten bestehenden, Hülle bedeckt sind, welche abpräparirt werden kann, aber namentlich im untern Theile der Blattfläche auch mit derselben verwachsen kann (vergl. die punktirten Linien in Fig. 46 unten). Diese Hülle des jungen Blattes besteht aus einer Schuppe, welche sich auf der Grenze zwischen Blattstiel und Blattfläche bildet und über die Vorderseite des jungen Blattes hinaufwächst, und aus zwei aus der Hinterfläche der Blattanlage sich entwickelnden Schuppen die an ihrer Basis zusammenhängen[1]), sie lassen, wie der Querschnitt Fig. 44 zeigt, die Mittellinie des Blattes frei. Die vordere dieser Schuppen ist die sogenannte »Ligula« die ebenso wie die Hülle der hinteren Blattfläche später vertrocknet und abfällt. Die Spuren dieser sonderbaren Gebilde erkennt man auch am fertigen Blatte leicht an einem gebräunten Saume, der sich beiderseits am Grunde der Blattlamina findet. Eine solche merkwürdige Umhüllung des Blattes in seinen Jugendstadien kommt nicht allen Palmen zu, findet sich aber in eigenthümlicher Weise auch bei *Phoenix*. Nach Trécul sollen sich hier die Blättchen in einer durchsichtigen Substanz von gelatinösem Aussehen bilden, welche zu der Haut wird, welche die Blattoberfläche, wie schon Mohl festgestellt hatte, überzieht — was durchaus unrichtig ist. Ein Querschnitt durch den oberen Theil eines jungen Blattes von *Phoenix* (Fig. 45, 2) giebt ein ganz ähnliches Bild wie der von *Chamaerops*, nur hat man sich die untere Blatthülle wegzudenken, während die obere so vollständig mit dem gefalteten Blatte verschmolzen ist, dass hier keine gesonderte Endigung der Falten mehr erkennbar sind, vielmehr eine kontinuirliche, oder doch nur an wenigen Stellen unterbrochene Haut die obere Blattfläche bildet, in welche sich die Falten direkt fortsetzen. Indem die gemeinsame, die Fiedern oben verbindende Haut sich späterhin ablöst, werden die einzelnen Fiedern frei. Es verlaufen hier, im Unterschiede von *Chamaerops* in der sich ablösenden Haut Gefässbündel. Die Ablösung ist hier übrigens kein rein mechanischer Prozess, wie ihn de Candolle z. B. sich vorstellte, sondern es ist eine Trennung von lebendem Gewebe durch Auseinanderweichen von Zellen, die überall, wo nicht gerade ein Bastbündel an der Trennungsstelle liegt, glatt vor sich geht (wahrscheinlich durch Spaltung der Zellhäute), und allmählich erfolgt, derart, dass die Blattfiedern mit der sich ablösenden Gewebemasse schliesslich nur noch durch einen engen Isthmus zusammenhängen. Das sich ablösende Gewebe ist früh schon kenntlich, namentlich durch seine zahlreichen luftführenden Intercellularräume, welche es von dem übrigen Blattgewebe unterscheiden. Es mag bemerkt werden, dass hier wie bei *Chamaerops* die durch Trennung frei gewordenen Ränder der Theilblättchen von einer Epidermis überzogen sind, die sich von der andern Blattepidermis nicht unterscheidet, Spaltöffnungen habe ich hier indess nicht angetroffen. Untersucht man nun ganz junge Blätter von *Phoenix*, so erkennt man, dass die Fiedern keineswegs von Anfang an oben miteinander zusammenhängen, sondern als freie Falten der Lamina angelegt werden[2]) (Fig. 45, 3). Die letztere erscheint als flossenähnlicher Anhang der breiten, massigen Anlage der Blattrhachis. Die Falten sind hier, wie wohl bei allen Palmen mit gefiederten Blättern nicht Längs- sondern Querfalten, nur am Ende finden sich einige Längsfalten. Sie verlaufen nicht bis zum Blattrande: derselbe stirbt später ab. Die Haut, welche die Falten auf der Oberseite des Blattes später verbindet, ist auf diesem Stadium also noch nicht vorhanden, die früheren Beobachter hatten nur ältere Zustände vor sich. Woher nun diese »Haut« stammt, habe ich, wegen Mangels an Material nicht feststellen können, sie kann durch innige Verwachsung der oberen Theile der Blattfalten, oder durch Verwachsung derselben mit dem eingeschlagenen Blattrande resp. einer Wucherung desselben, oder durch Verwachsung mit einer von der Blattbasis her sich entwickelnden Schuppe entstehen etc. — Es kommt darauf am Ende nicht viel an, die Hauptsache ist, der im Obigen geführte Nachweis, dass die Haut jedenfalls ein sekundäres Produkt, die Gliederung der Blattlamina aber ursprünglich eine mit den anderen Palmen übereinstimmende ist. Die vertrocknete Haut löst sich in einzelnen braunen Längsstreifen ab. — Die Jugendblätter auch derjenigen Palmen, welche gefiederte Blätter besitzen, sind übrigens ungetheilt, wie das ja auch jedes der späteren Blätter in seinem Jugendstadium ist, und man findet alle Uebergangsstadien von den ungetheilten zu den getheilten Blättern. Bei einer jungen mir vorliegenden Keimpflanze einer (unbestimmten) Phoenixart sind die drei untersten Blätter (denen wohl noch einige andere vorhergingen) ungetheilt, der Blattstiel setzt sich als Mittelrippe ein kurzes Stück in die Blattlamina hinein fort, die letztere ist gefaltet, und die Falten setzen sich in schiefem Winkel an die Mittelrippe an. Am vierten Blatt hat sich unten eine Blattfieder vom Blattgewebe abgetrennt, am fünften sechs, zugleich ist die Mittelrippe grösser, die Faltungen des Blattes schärfer geworden. Noch am achten Blatte, welches zwölf Fiederblättchen besitzt, bildet das ungetheilte Stück der Blattlamina das grosse Endstück des Blattes.

---

[1]) Vergl. de Candolle, organographie végét., pag. 304 (wo aber der Vorgang als ein Zerreissen aufgefasst wird, was erst secundär geschieht). Mohl, de palmarum structura (1831) pag. XXIV., die dort gemachten Angaben sind berichtigt in den vermischten Schriften, pag. 177. Trécul a. a. O., pag. 280 (Mohl's Angaben gegenüber nichts wesentlich Neues). Hofmeister, Allgem. Morphol., pag. 532 *(Caryota urens)*.

---

[1]) Trécul hat die Laminaranlage p seiner Fig. 24 für die Anlage der hintern Hüllhäute angesehen, wesshalb seine Darstellung unrichtig ist.

[2]) Mohl's Anschauung, dass eine Spaltung der Blattfläche stattfinde ist nicht zutreffend.

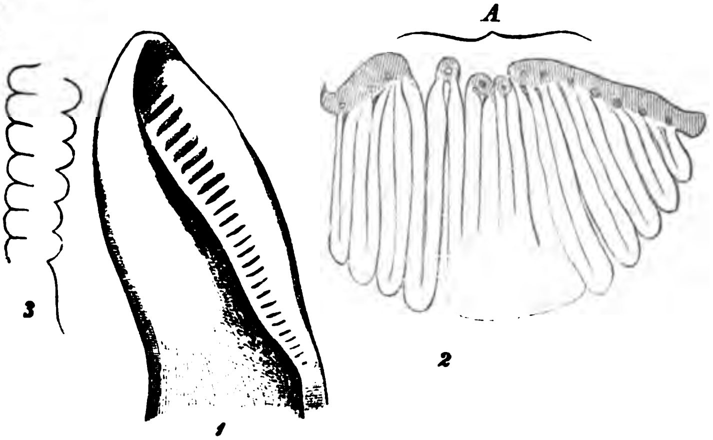
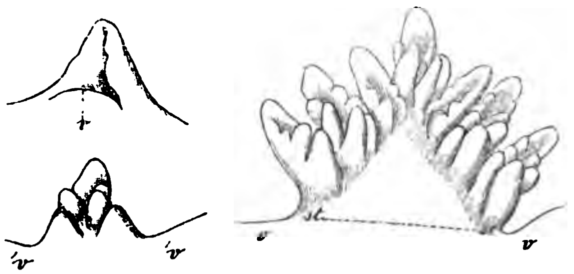


Fig. 45. (B. 866.)

Phoenix reclinata. 1 Junges Blatt von unten seitlich gesehen. Die Blätterrippe ist sehr dick, an sie setzt sich flossenähnlich die Blattspreite an, welche eine Anzahl von schief zur Mittelrippe verlaufender Falten zeigt. Diese sind aber wie der Längsschnitt durch die Lamina, Fig. 3 zeigt, frei von einander, während sie in dem Querschnitt Fig. 2 durch die schraffirte Gewebemasse, die sich später loslöst und die an einzelnen Stellen getrennt ist, bedeckt sind.

In dem Winkel, welchen die Fiederblättchen nach oben mit der Mittelrippe des Blattes machen, befindet sich ein Gewebewulst, der hier offenbar eine ähnliche Rolle spielt, wie das Gewebepolster an der Basis der Inflorescenzäste vieler Gräser, er wirkt als Schwellgewebe, welches den Fiederblättchen eine solche Richtung giebt, dass der vorher sehr spitze Winkel, welchen sie mit der Blattmittelrippe machten, sich nun einem rechten annähert.

Eine viel reichere Formenmannigfaltigkeit der Blätter findet sich bei den Dikotylen. Speciell ist es die Gliederung der Blattspreite, mit welcher wir uns hier zu beschäftigen haben. Dieselbe ist wie bekannt, von ungemeiner Verschiedenheit: bald beschränkt sie sich auf Einschnitte im Blattrande, bald gehen



(B. 367.) Fig. 46.
Anthriscus silvestris, Blattentwicklung. v Blattgrund, in der Fig. oben links der Stengelvegetationspunkt. Der Blattstiel entwickelt sich aus der in Fig. rechts mit st bezeichneten Zone.

diese Einschnitte tiefer gegen die Blattmitte, bald endlich entstehen wirkliche, an einer gemeinsamen Mittelrippe oder an dem Blattstiel befestigte Theilblättchen. Die Entwicklungsgeschichte zeigt nun, dass alle diese Verhältnisse zu Stande kommen durch Verzweigung der ursprünglich einfachen, ungegliederten Blattspreite und sie zeigt ferner, dass aus wesentlich gleicher Anlage durch verschiedene Wachsthumsprocesse im fertigen Zustand sehr von einander abweichende Blattformen resultiren können.[1] Ein auffallendes Beispiel für diesen Satz wird unten in der Blattentwicklung von *Hydrocotyle* zu schildern sein, aus der sich ergiebt, dass das Blatt im Embryonalstadium relativ viel reicher gegliedert ist, als im fertigen Zustand, und dass diese Embryonal-Gliederung übereinstimmt mit der, welche andere Umbelliferenblätter auch im fertigen Zustand besitzen. — Hier mag nur auf einige minder auffallende Beispiele hingewiesen sein. Ob die Auszweigungen einer Blattlamina als Blattzähne, Blattzipfel oder Theilblättchen des Blattes erscheinen, das hängt lediglich ab von dem relativen Wachsthum der Auszweigungen einerseits und der Blattlamina andererseits. Sind sie beide nicht sehr verschieden, so wird ein Blatt mit tiefen Einschnitten zu Stande kommen. Ist das Wachsthum der Lamina ein das der Auszweigungen weit überwiegendes, so werden die letzteren nur als Zähne[2]), Kerben etc. am Rande erscheinen, im umgekehrten Falle aber erscheint die Hauptachse des Blattes, die ursprüngliche Blattlamina, nur als Träger der Theilblättchen und ist dann der Hauptsache nach nur eingenommen von einer stark ausgebildeten Blattrippe; sie erscheint dann als »Spindel« des Blattes, wie z. B. bei den gefiederten Blättern der Leguminosen.[3] Dabei kann dann ihre Spitze selbst in Form eines Blättchens ausgebildet sein, dann bezeichnet die beschreibende Botanik das Blatt als unpaarig gefiedert, oder sie endigt in Form eines unscheinbaren Spitzchens zwischen dem letzten Fiederpaare, dann ist das Blatt paarig gefiedert. Untersuchen wir aber die Jugendstadien beider, so findet sich, dass sie bei paarig- wie bei unpaarig gefiederten Blättern dieselben sind: In beiden Fällen sehen wir das letzte Fiederpaar überragt von der Blattspitze, die grösser ist als das unter ihr stehende Paar von Seitenblättchen. In einem Falle aber bleibt die Blattspitze im frühen Stadium ihrer Entwicklung stehen, sie verkümmert zu einem kleinen Spitzchen und das Blatt wird dann ein »paarig gefiedertes«, im anderen aber entwickelt sie sich kräftig weiter und erscheint dann im fertigen Zustand als Endblättchen des »unpaarig gefiederten« Blattes.[1]) — Ein »gefiedertes« und ein fingerförmiges Blatt sind ferner in erwachsenem Zustand von auffallend verschiedenem Habitus: im letzteren Falle finden wir eine Anzahl von Theilblättchen, die von einem gemeinsamen, dicht über dem Blattstiel gelegenen Insertionspunkte ausstrahlen (Fig. 47 I), im ersten aber sitzen die Theilblättchen einander paarweise gegenüber auf einer verlängerten Spindel (Fig. 47 II), deren mehr oder minder lange Zwischenstücke die einzelnen Fiederpaare von einander trennen. Aber die Jugendstadien beider Blattformen sind im Wesentlichen doch auch dieselben, Fiederblättchen wie Theilblättchen des fingerförmigen Blattes erscheinen als Auszweigungen der Lamina von ganz ähnlicher Form und Stellung (vergl. Fig. 47 I und II). Allein beim gefiederten Blatte streckt sich die Hauptachse des Blattes (die Blattlamina), an den Stellen zwischen den Insertionen der Theilblätter und in Folge dessen rücken die letzteren auseinander, im anderen Falle unterbleibt die Streckung, und die herangewachsenen Theilblätter strahlen scheinbar vom gemeinsamen

---

[1] Dasselbe Verhältniss trifft auch für manche Verzweigungssysteme von Sprossen zu, auf ihm beruht z. B. der Hauptsache nach die grosse Mannigfaltigkeit in der Formausbildung der Grasinflorescenzen (vergl. Goebel, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Inflorescenzen, in Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIV).

[2] Sehr häufig sind die Blattzähne im Knospenstadium als Harz- oder schleimabsondernde Organe ausgebildet (auch die Blattspitze selbst, so bei *Prunus*-Arten, *Cydonia*, *Pinus* u. a. Bei anderen Pflanzen (*Ilex*, *Carduus* etc.) sind sie zu Stacheln ausgebildet. Ob die Nektardrüsen am Blattstiele von *Prunus avium* als umgebildete Blattzähne aufzufassen sind, scheint mir noch fraglich. Vergl. Reinke in Pringsh. Jahrb. X. pag. 119 ff.

[3] Ursprünglich aber sind die Seitenglieder eines Blattes einander dicht genähert und werden erst durch Streckung und stielartige Verlängerung der zwischen ihnen gelegenen Abschnitte der Blattlamina voneinander entfernt. Es findet hier also ein ähnliches Verhältniss statt, wie bei der Bildung des Blattstieles, der auch erst nachträglich zwischen Blattgrund und Oberblatt durch Streckung der betreffenden Partie eingeschaltet wird.

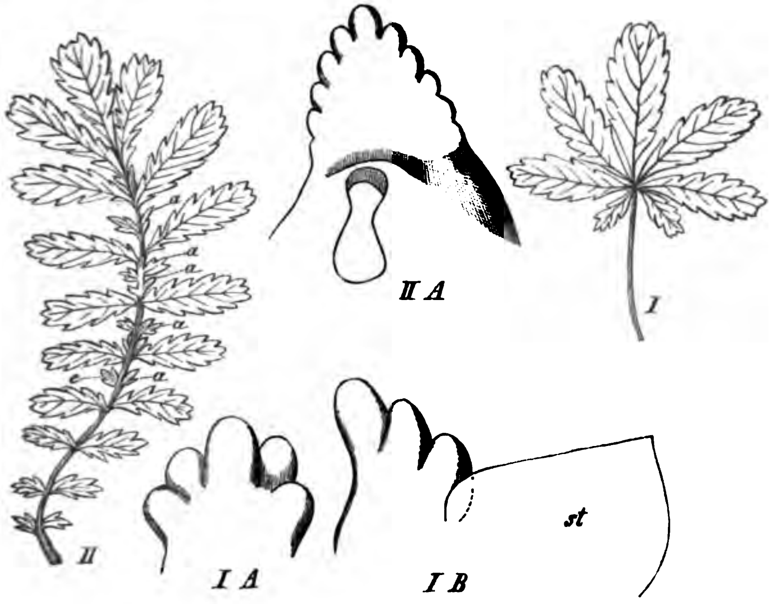


Fig. 47. (B. 368.)

I *Potentilla reptans*, gefingertes Blatt, bei I A und I B jüngere Entwicklungsstadien desselben. A in Ober-, B in Seitenansicht, st Stipula. II *Potentilla anserina*, gefiedertes Blatt, eine Anzahl von Fiederblättchen sind bedeutend kleiner als die andern (a); II A Junges Blatt, die Fiedern entstehen in »basipetaler« Reihenfolge. Auf der Innenfläche des Blattes hat sich ein Querwall erhoben (»Axillarstipula«).

---

[1]) Gelegentlich aber kann sich die sonst verkümmernde Blattspitze ausbilden, so in einem Falle bei *Vicia Faba*, wo die Fiederblättchen nicht zur Entwicklung gelangt waren, das Blattende aber sich zu einem grossen breiten Blatte ausgebildet hatte. Gewöhnlich sind bei den unteren Blättern von *Vicia Faba* nur zwei Fiederblättchen vorhanden, nicht selten tritt ein drittes und viertes auf.

Mittelpunkt aus, z. B. beim Blatt von *Aesculus Hippocastanum*. Wir werden uns aber nach Kenntniss des erwähnten Entwicklungsganges nicht wundern, wenn an Pflanzen mit gewöhnlich fingerförmig verzweigten Blättern gelegentlich auch gefiederte auftreten: es genügt dazu eine einfache Streckung der Blattspindel, und in der That ist ein derartiges Vorkommen auch bei *Aesculus Hippocastanum* beobachtet worden. Ebenso leuchtet aus dem Gesagten ein, dass sehr geringe Wachsthumsdifferenzen dahin führen können, aus der Anlage eines gefiederten Blattes ein »fingerförmiges« zu machen. Die letztere Blattform kommt z. B. der *Potentilla reptans* u. u. zu, während viele andere Potentillen gefiederte Blätter besitzen, die Differenz ist aber, wie erwähnt, eben nur in einem bestimmten Entwicklungszustand, in dem fertigen, vorhanden.

Schon oben wurde bei Besprechung der paarig und unpaarig gefiederten Blätter darauf hingewiesen, dass durch Zurückbleiben bestimmter Blatttheile im Verlaufe der Entwicklung bestimmte Differenzen in der Blattform herbeigeführt werden. Derartige Fälle sind keineswegs selten, zwei Beispiele mögen als Illustration desselben genügen. So die unterbrochen gefiederten Blätter, bei denen kleinere Blättchen mit grösseren abwechseln, wie z. B. bei der Kartoffel, *Agrimonia*-Arten, *Potentilla anserina* (Fig. 47 II a' a) u. a. Diese Differenz ist erst eine im Verlaufe der Entwicklung entstandene; ursprünglich sind die Blättchen wie beim gewöhnlichen gefiederten Blatte von gleicher oder doch annähernd gleicher Grösse, die Differenz tritt erst im Verlaufe der Entwicklung ein. Ebenso ist es z. B. bei dem durch seine Blattbewegungen bekannten *Desmodium gyrans*. Das Blatt hat hier die Form eines Kleeblattes, besteht also aus einem End- und zwei Seitenblättchen. Diese Seitenblättchen aber sind gewöhnlich im fertigen Zustand rudimentär ausgebildet, während für das Embryonalstadium wohl ein ähnliches Verhalten wie das oben erwähnte angenommen werden darf.[1])

Indem wir nun auf die Formentwicklung des Dikotylenblattes näher eingehen, soll im Folgenden zuerst die Entwicklung des Blattes, dann die der Anhangsgebilde, wie sie sich bei vielen Dikotylenblättern aus dem Blattgrunde entwickeln, und schliesslich die Entwicklung der abgeleiteten Blattformen geschildert werden.

Der Entwicklungsgang der Blattanlage ist auch hier der, dass das Primordialblatt sich in Blattgrund und Blattspreite differenzirt, zwischen beiden wird sodann der Blattstiel eingeschoben, oft nachdem die Blattspreite in allen ihren Theilen schon vollständig angelegt ist, zuweilen aber auch früher, immer aber erst, nachdem die Blattspreite selbst schon deutlich erkennbar ist. Die Anlage der Blattspreite selbst ist bei verschiedenen Pflanzen von verschiedener Form, entweder erscheint sie dick und auf der Bauchseite gewölbt, und die dünne Blattlamina erscheint dann auch bei weiterem Flächenwachsthum als hyaliner Rand (*Liriodendron*, *Ficus* etc.), während sich in der mittleren dicken Partie der Mittelnerv differenzirt oder die Blattlamina ist gleich anfangs eine relativ dünne Platte, welche durch Dickenwachsthum bestimmter Partien dann die hervorspringenden Rippen bilden, in welchen die Gefässbündel verlaufen. Und zwar entsteht zuerst der Mittelnerv, an den sich dann die Seitennerven ansetzen. Auf die Lage, welche die junge Blattspreite einnimmt, soll hier nicht näher eingegangen werden. Erwähnt sei nur, dass dieselbe, wenigstens in den mir bekannten Fällen nie eine ebene Platte darstellt, sondern entweder dem Vegetationspunkt sich dicht anlegt oder in mannigfacher Weise eingeschlagen und gefaltet ist.

---

[1]) Vergl. über die Blattformen von *Desmodium* auch DARWIN's power of movements, pag. 362—364.

Es wurde oben schon erwähnt, dass die Gliederung der Blattspreite, worunter wir sowohl die Bildung zusammengesetzter (z. B. gefiederter) getheilter oder am Rande eingeschnittener Blätter verstehen, zu Stande kommt durch Verzweigung der Blattanlage. Diese Verzweigung ist, in den untersuchten Fällen immer eine monopodiale, selten eine gabelige[1]) wie bei *Utricularia*. Die Auszweigungen erster Ordnung können ihrerseits wieder verzweigt sein u. s. w. Die Entstehungsfolge der Verzweigungen der Lamina ist nun eine sehr verschiedene, eine Thatsache, die bei andern Vegetationsflächen mit begrenztem Wachsthum, wie z. B. den Placenten wiederkehrt. Fassen wir zunächst nur die Verzweigungen erster Ordnung in's Auge, so ist dieselbe entweder eine akropetale, von unten nach oben aufsteigende, wobei also die obersten Auszweigungen der Lamina die jüngsten sind, so z. B. bei sehr vielen Umbelliferen mit zusammengesetzten Blättern (Fig. 46), wahrscheinlich allen Papilionaceen mit echt gefiederten Blättern, ferner bei *Ailanthus glandulosa, Spiraea Lindleyana, sorbifolia* etc.[2]) Oder die Entstehungsfolge ist eine basipetale: *Myriophyllum, Ceratophyllum, Rosa canina, Potentilla reptans, anserina* (Fig. 47) und wahrscheinlich alle Potentillen mit zusammengesetzten und getheilten Blättern, *Spiraea lobata, Helleborus foetidus* etc. Die Anlegungsfolge ist also wie die citirten *Spiraea*-Arten zeigen, nicht einmal innerhalb ein- und derselben Gattung eine constante. Die basipetal entstandenen Verzweigungen erster Ordnung sind, wenn überhaupt, bei den genannten Pflanzen auch basipetal verzweigt, können aber auch akropetal weiter verzweigt sein, wie dies bei den untersuchten *Acer*-Arten *(A. platanoides* und *Pseudoplatanus)* der Fall ist.

Ein merkwürdiger Verzweigungsmodus ist endlich der, wo an einer Stelle des Blattes die Verzweigung auftritt, und von hier aus nach oben und unten fortschreitet (divergent nach Eichler). So bei manchen Compositen, an dem Blatte von *Achillea Millefolium* z. B. ist es leicht, sich mit aller Evidenz von dem Vorhandensein dieser Verzweigungsart zu überzeugen. Man sieht zuerst etwas über der Hälfte der Spreitenanlage zwei einander annähernd gegenüberstehende Auszweigungen auftreten, und von hier aus dann nach oben und unten neue Auszweigungen folgen. Auch für diesen Modus finden sich Analogieen bei den Placenten[3]).

---

[1]) Bezüglich der Blattentwicklung der Farne, deren Verzweigung nach Hofmeister durch oft wiederholte Dichotomie zu Stande kommen sollte vergl. Bd. I. pag. 269 ff. Die von Sachs als sympodial verzweigt betrachteten Blätter von *Helleborus* und *Rubus* sind monopodial verzweigt, wie es sich mit den sonderbaren dort angeführten Blattformen einiger Aroideen *(Amorphophallus, Sauromatum)* verhält, ist näher festzustellen. — Eine Dichotomie im strengen Sinne des Wortes findet auch bei *Utricularia* nicht statt: der obere Blattlappen entsteht etwas vor dem untern.

[2]) Vergl. die Zusammenstellung bei Eichler l. c. pag. 18.

[3]) Eichler unterscheidet noch weitere Verzweigungsarten: eine simultane, wo die Glieder sich zwischen Basis und Spitze gleichzeitig entwickeln: hier werden aber nur Palmen aufgeführt, bei denen eine Verzweigung der Lamina überhaupt nicht stattfindet. Ferner die ternirende: wobei nur zwei einander gegenüberstehende Seitenglieder gebildet werden, was natürlich sowohl bei basipetaler als bei akropetaler Anlage der Fall sein kann, wesshalb Eichler diesen Fall zu einer besonderen Kategorie macht, was mir aber nicht nothwendig zu sein scheint. Endlich die cyklische Verzweigung, wie sie bei schildförmigen Blättern sich findet (s. unten). Diese ist aber nur eine Modifikation der basipetalen. Die parallele Verzweigung Eichler's, wobei die Innenfläche des Oberblattes an der Gliederbildung theilnehmen soll, in der Weise, dass auf beiden Seiten der Medianlinie Vertikalreihen von Blattreihen entstehen *(Ferula Ferulago, Libanotis, Foeniculum)* existirt, soweit meine Untersuchungen reichen, nicht. Die »Vertikalreihen« die auf

Die sämmtlichen Verzweigungen, deren Entstehungsfolge eben besprochen wurde, entstehen aus dem Rande des Blattes, eine Ausnahme bilden nur die unten zu besprechenden schildförmigen Blätter. Es hat zwar, wenn man ein junges Blatt in der Rückenseite betrachtet, nicht selten den Anschein, als ob aus der Blattoberseite Auszweigungen entsprängen, allein man überzeugt sich in diesen Fällen, dass dieser Anschein dadurch zu Stande kommt, dass die betreffenden, Auszweigungen producirenden Blattheile concav vertieft sind, so dass also die Ränder, aus denen die Auszweigungen entspringen nach oben sehen (vergl. die Anm. und Fig. 46). Die letzteren sind dabei allerdings nicht selten der Blattoberseite genähert, allein eine wirkliche Betheiligung der letzteren bei der Bildung seitlicher Organe habe ich, im Gegensatz zu Eichler's Angaben nirgends konstatiren können. Es würde der Nachweis eines derartigen Vorganges nicht unerwünscht sein, um ihn zur Vergleichung mit Vorgängen heranziehen zu können, wie sie im Androeceum mancher Blüthen sich abspielen. Dass die Verzweigung der Blattlamina keine für die einzelne Pflanze konstante ist, braucht kaum betont zu werden. Sehr viele Pflanzen bringen in der Jugend unverzweigte Blätter hervor, die mit zunehmendem Alter eine immer reichere Gliederung gewinnen. Andererseits produciren auch Pflanzen mit gewöhnlich unverzweigten Blättern gelegentliche Varietäten oder nur einzelne Aeste mit gegliederten Blättern (z. B. *Fagus silvatica)* oder an einfach gefiederten Blättern treten statt einfacher Fiederblättchen gefiederte Theilblättchen auf (gelegentlich bei *Gleditschia* u. a.) Inwiefern die Verzweigung (bei den Wasserpflanzen) durch äussere Verhältnisse bestimmt sind, darauf wird anderwärts einzugehen sein.

Nicht nur das »Oberblatt« d. h. die Anlage der Blattspreite ist zur Produktion von seitlichen Organen befähigt, sondern auch der Blattgrund. Die Sprossungen desselben erscheinen im fertigen Zustand als Anhängsel der Blattbasis, die oft von den untersten Sprossungen der Blattspreite sich nur wenig unterscheiden, und als »Nebenblätter« oder Stipulae bezeichnet werden. Diese Nebenblätter fehlen den Monokotylen[1]), und finden sich auch bei den Dikotylen nur an gestielten Blättern. Es sind die Stipeln Schutzorgane einerseits für die Blattspreite des betreffenden Blattes selbst, die langsamer heranwachsend als die Stipeln oft zwischen den letzteren verborgen ist, andererseits für die Stammknospe. Demgemäss ist ihre Lebensdauer oft eine viel kürzere als die des Blattes an dem sie stehen: sie fallen bei vielen Bäumen z. B. *Fagus*, *Quercus* nach der Entfaltung des Blattes ab, bei andern Pflanzen, wie bei den Leguminosen (sehr gross und blattähnlich sind sie z. B. bei der Erbse, auch bei den *Viola*-Arten) dagegen sind sie wie die übrigen Theile des Blattes grün und unterstützen dieselben in der Assimilationsthätigkeit, und bleiben dem entsprechend auch so lange frisch als das übrige Blatt. Dasselbe geschieht da, wo die Stipeln Anhängsel an dem verlängerten Blattgrunde darstellen, wie z. B. den Rosen. Bei *Lathyrus*

---

der Blattfläche stehen, sind nämlich nichts anderes als die nach der Rückenseite des Blattes zu eingefalteten Blattränder.

[1]) Wenigstens sind mir keine derartige Fällen bekannt. Die Ranken von *Smilax* sind wohl theilweise als ungebildete Stipulae betrachtet worden (Mohl, Mirbel, Trécul, A. Braun u. a.) während andere, z. B. de Candolle, sie für umgebildete Seitenblättchen halten. Für beide Meinungen lassen sich schlagende Gründe nicht anführen, ebenso berechtigt erscheint es, sie als automorphe d. h. als Neubildungen, nicht als Umbildungen früherer Organe zu betrachten. Uebrigens verweise ich auf die eingehende Discussion dieser Frage bei Delpino, Contribuzioni alla Storia dello sviluppo del regno vegetale I Smilacee, Genova 1880. pag. 19 ff.

Aphaca, wo die Blattspreite selbst verkümmert, resp. sich zu einer fadenförmigen Ranke ausbildet, sind die Stipeln sogar die einzigen Assimilationsorgane. Sie sind auch hier mächtiger entwickelt, als bei den ersten von der Keimpflanze producirten Blättern, bei welchen die Blattspreite noch nicht verkümmert ist. Wie ich nachgewiesen habe[1]) ist diese Vergrösserung der Stipeln als eine direkte Folge der Verkümmerung der Spreite aufzufassen, gemäss einem weit verbreiteten gegenseitigen Abhängigkeitsverhältniss (Correlation) der einzelnen Organe einer Pflanze, wobei das Zurückbleiben oder die Verkümmerung eines Organs mit einer ausgiebigeren Entwicklung eines anderen verbunden ist. Denselben Effekt kann man künstich z. B. bei *Vicia Faba* hervorrufen. Entfernt man möglichst frühzeitig die Blattspreiten, so findet eine relativ sehr bedeutende Vergrösserung der zu diesem Blatte gehörigen Nebenblätter statt, einige Zahlen mögen als Beispiele dienen. Von zwei in einem Topfe aus gleichschweren Samen erwachsenen Pflanzen wurden der einen die Blätter gelassen, bei der andern die Blattspreiten möglichst bald exstirpirt. Gemessen wurde, da die Stipulae eines Blattes gewöhnlich von derselben Grösse sind, je eine Stipula. Die Fläche der Stipulae betrug

	bei der ersten Pflanze	bei der zweiten
1. Blatt	141 □ Millim.	239 □ Millim.
2. Blatt	172 „ „	561 „ „
3. Blatt	165 „ „	920 „ „

Ein derartiges Abhängigkeitsverhältniss findet aber nicht bei allen Pflanzen, z. B. nicht bei *Phaseolus multiflorus* statt. Es ist aber offenbar auf dasselbe Princip der Correlation zurückzuführen, dass, wie ich dies an dem oben erwähnten Blatte von *Vicia Faba* beobachtete, der sonst verkümmernde Endtheil des Blattes (der als kleines Spitzchen zwischen den zwei grossen Fiederblättchen steht) sich zu einer grossen Blattfläche gestaltet, wenn die beiden Fiederblättchen — aus unbekannten Ursachen — fehlschlagen. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass man dasselbe Resultat auch erhielte, wenn man früh genug die Anlagen der Fiederblättchen entfernen würde, ebenso wie man die normal verkümmernde Endknospe der Sprosse von *Syringa* zur Entwicklung veranlassen kann, wenn man die obersten Seitenknospen entfernt.

Die sämmtlichen Laubblätter derjenigen Pflanzen, welche mit Nebenblättern versehen sind, pflegen solche zu besitzen, mit Ausnahme der Kotyledonen[2]). Indess gilt auch dieser Satz nicht ausnahmslos: *Tropaeolum majus*[3]) besitzt Stipeln nur an den beiden ersten, anf die Kotyledonen folgenden Blättern, die folgenden entbehren dieselben, eine Thatsache, die ich als ein Beispiel für die unten zu besprechende Erscheinung betrachte, dass die Primärblätter oft Eigenschaften besitzen, die einst denen der ganzen Pflanze zukamen. *Tropaeolum* stammt meiner Ansicht nach von einer früher mit Nebenblättern versehenen Form ab, die verwandten Geraniaceen besitzen ja solche auch in der That an sämmtlichen Blättern.

Was die Stellung der Stipulae betrifft, so unterscheidet die beschreibende Botanik zwischen »stipulae axillares« und »stipulae laterales«. Letztere, die gewöhnlichste Form, sind seitlich am Grunde des Blattstiels inserirt, erstere stehen in der Blattachsel als eine einheitliche Gewebeplatte. Die Entwicklungsgeschichte zeigt indess, dass die unten näher zu besprechenden Axillarstipeln nur eine sekundäre Modifikation der Lateralstipeln darstellen. Während nämlich die seitenständigen Stipulae dadurch entstehen, dass der Rand des Blattgrundes zu beiden Seiten der Insertion des Oberblattes blattartig auswächst, betheiligt sich bei den Axillarstipeln auch die an der Grenze zwischen Blattgrund und Oberblatt gelegene Zone, welche auswachsend die beiden seitlichen Sprossungen mit einander vereinigt. Zeigt der Blattgrund nach Anlegung von Lateralstipeln noch ein beträchtliches Wachsthum, so verlaufen die Lateral-Stipulae in den scheidenförmig erweiterten Blattgrund, wie z. B. bei den Blättern von *Rosa*, ein Verhalten, das die beschreibende Botanik früher mit dem (auf irriger Voraussetzung beruhenden) Namen der »Stipulae adnatae« bezeichnete.

---

[1]) Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes, Bot. Zeit. 1880.

[2]) Dass die im Wesentlichen als Schutzorgane funktionirenden Stipeln an den Kotyledonen, die von der Samenschale umschlossen sind, überflüssig sind, ist klar, jedoch scheinen einige Pflanzen auch an den Kotyledonen Nebenblätter zu besitzen. So *Thelygonum Cynocrambe*.

[3]) IRMISCH, Flora 1856, pag. 691.

Die zeitliche Entstehung[1]) der Stipulae ist keine fest bestimmte, sie erfolgt aber immer erst nach der Differenzirung des Primordialblattes in Blattgrund und Oberblatt, entweder vor oder nach Anlegung der Glieder erster Ordnung an der Spreitenanlage. Dieser Satz ist für das Verständniss mancher Knospenschuppen (*Quercus* etc.) wichtig, weil aus ihm hervorgeht, dass überall, da wo Stipulae vorhanden sind, auch eine Spreitenanlage vorhanden sein muss, die aber bei den genannten Knospenschuppen auf sehr frühem Stadium schon verkümmern kann. Auch bei den Stipulen ist Verkümmerung nicht selten. Ein wahrscheinlich hierher gehöriger Fall totaler Verkümmerung (bei *Tropaeolum)* wurde oben schon angeführt. In andern Fällen sind die Stipulen noch als kleine Zähnchen vorhanden, z. B. *Coronilla varia*, in noch andern erleiden sie unten zu besprechende Umbildungen. Hier sind zunächst einige Fälle zu erwähnen, bei denen keine Umbildung der Nebenblätter, sondern nur Modifikationen in ihrem Entwicklungsgange stattfinden. Eine der häufigst vorkommenden ist die der Verwachsung der Stipulae, wie man sie an gegenständigen Blättern z. B. bei *Humulus Lupulus* und in geringerem Grade auch bei andern verwandten Pflanzen wie *Urtica dioïca* zu beobachten Gelegenheit hat. Hier sind die beiden einander nahestehenden Stipulae der einander gegenüberstehenden Blätter eines Blattpaares bald vollständig frei, bald findet man sie an ihrer Basis mehr oder weniger weit hinauf vereinigt, so dass sie selbst ein scheinbar einheitliches Blättchen darstellen können, dessen Natur aber aus den beiden Zipfeln am Ende leicht erhellt. Die Anlagen der Stipulae erscheinen hier jedenfalls getrennt, es liegt aber keine wirkliche Verwachsung vor, bei der sich die ursprünglich freien, benachbarten Ränder mit einander vereinigen, sondern es beruht, wie so häufig in derartigen Fällen, die Vereinigung auf einem gesteigerten Wachsthum der gemeinschaftlichen Insertionszone der beiden Stipularanlagen. Eine ähnliche Verwachsung findet sich auch bei manchen Geraniaceen etc. und, in auffallender und bedeutend modificirter Form auch bei vielen Rubiaceen. Bei verschiedenen ausländischen Rubiaceen sind die Nebenblätter vollständig miteinander »verwachsen«, aber doch von den grossen Laubblättern, zu denen sie gehören, auffallend verschieden. Bei der einheimischen Abtheilung der Stellaten dagegen sind äusserlich die Blätter und Nebenblätter einander vollständig gleich, und bilden scheinbar zusammen einen vier- bis achtgliedrigen Winkel, in dem man die eigentlichen Blätter nur daran erkennt, dass sie Knospen in ihren Achseln haben[2]). Die

---

[1]) Vergl. Eichler, a. a. O., pag. 26.

[2]) Dies erkannte schon de Candolle, Organographie, pag. 349. — Was hier als Regel vorkommt (Uebereinstimmung der Stipula mit Laubblättern) findet sich bei den unteren Blättern

Richtigkeit dieser, schon durch den Vergleich mit verwandten Formen nahegelegten Anschauung ergiebt sich auch aus der Entwicklungsgeschichte¹) (vergl. Fig. 48). Betrachtet man einen Vegetationspunkt von oben, so sieht man die Anlage des »Blattwirtels« in Form eines Ringwalles über die Oberfläche desselben hervortreten. Die Blattanlagen treten an zwei einander opponirten Stellen des Ringwalles bald durch stärkeres Wachsthum hervor, und es zeigt eine solche Scheitelansicht leicht, dass die Blattstellung eine zweigliedrig decussirte ist. Die Weiterentwicklung ist bei den einzelnen Arten verschieden, am einfachsten bei denjenigen mit sechsblättrigen Wirteln, wie sie bei *Galium Mollugo* (wo gewöhnlich 8 Blätter in einem Wirtel vorhanden sind) und häufiger bei *Galium uliginosum* vorkommen. Die Stipulae erscheinen hier nach Anlage der Blätter, indem sie aus dem Rande der ringförmigen Anlage zwischen den Laubblättern entspringen (Fig. 48, A) und nun allmählich zu gleicher Form und Grösse wie die eigentlichen Blattanlagen heranwachsen. Zuweilen (regelmässig bei bestimmten Arten) entstehen zwischen zwei Blattanlagen auch mehr als zwei Nebenblätter, so dass der »Wirtel« dann also mehr als sechsgliedrig wird. — Andrerseits kommen Minderzahlen vor. Bei *Galium palustre* z. B. finden sich in den Scheinquirlen vier gleichgestaltete, einnervige Blättchen, die sich nur dadurch von einander unterscheiden, dass nur zwei, einander opponirte, Axillarsprosse haben. Nach Eichler soll hier eine echte Verwachsung ursprünglich getrennter Glieder vorliegen, jedes der beiden Nebenblätter also aus zwei ursprünglich getrennten Anlagen entstanden sein. Ich finde indess, dass dies bei *Galium palustre* nicht oder doch nur sehr selten der Fall ist, man findet allerdings zuweilen den Rand der Nebenblattanlage ausgebuchtet oder wenigstens verbreitet, resp. schräg abgestutzt, (Fig. 48 B st_2a bei a) und ist gewiss berechtigt, dies als Andeutung für die Anlage zweier Stipulae zu betrachten, allein öfter sah ich eine solche Andeutung nicht, sondern die Nebenblattanlage erscheint gleich einheitlich. Wir haben es also hier mit einem, der namentlich bei Blüthen so häufigen Fälle von »Fälschung« der Entwicklungsgeschichte zu thun, welche in der Einleitung erwähnt wurden. Es ist in der That an die Stelle der beiden Stipularanlagen hier eine Neubildung, das Auftreten eines einzigen Blättchens getreten. Die vergleichende Morphologie würde hier wohl von einer »congenitalen Verwachsung« sprechen, was eine unnöthige Umschreibung der Thatsache wäre, dass, wo andere *Galium*-Arten zwei Stipulae haben, hier von Anfang an nur eine einzige vorhanden ist.

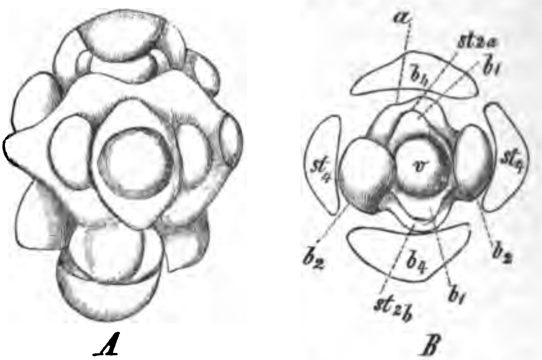


Fig. 48. (B. 369.)

A Oberansicht des Vegetationspunktes eines Sprosses von *Galium uliginosum* mit »sechsgliedrigen« d. h. aus zwei (mit Achselsprossen versehenen) Blättern und vier Nebenblättern bestehenden Blattquirlen. B Oberansicht eines Vegetationspunktes von *G. palustre* mit »vierzähligen« Blattquirlen b_1, b_2, b_4 die Blätter, st_1, st_2 etc. die Nebenblätter.

---

von *Tropaeolum minus* zuweilen als Monstrosität: sie können sich alle oder theilweise als schildförmige Blättchen ausbilden (Irmisch, Flora 1856, pag. 692).

[1] Wie zuerst Eichler nachwies a. a. O., pag. 31, mit dessen Angaben meine Resultate aber nicht überall übereinstimmen.

Bei zerstreut stehenden Blättern können die Stipulae eines Blattes auch auf der dem Blatte entgegengesetzten Seite mit einander verwachsen, so z. B. bei *Trifolium montanum, Astragalus Cicer* u. a.

Auch die »Axillarstipeln« sind wie erwähnt nur eine sekundäre Modification der seitenständigen, wobei es überdies nicht an Uebergangsformen zwischen den beiden Arten fehlt, wie denn auch beide Arten innerhalb ein- und derselben Familie an ein und derselben Pflanze vorkommen. Zu den Axillarstipeln gehören z. B. die »Tuten« der *Polygonum*-Blätter, welche eine, am Grunde des Blattes stehende häutige Röhre darstellen. So auch bei den *Rheum*-Arten. Bei den oberen Blättern von *Rheum undulatum* gegen die Blüthenstandsregion hin aber findet man an den Blättern freie, seitenständige Stipulae. Schon diese Thatsache lässt auf die oben erwähnte genetische Beziehung zwischen den beiden Arten von Nebenblättern schliessen. Die Axillarstipel von *Melianthus* etc. entsteht auf die Weise, dass an der oberen Grenze der Blattzone sich ein Transversalwulst bildet, welcher nun die beiden seitlichen Ausbreitungen des Blattgrundes vereinigt und mit denselben heranwächst (vergl. auch Fig. 47 II A von *Potentilla anserina*). Ganz derselbe Vorgang findet vielfach da statt, wo keine eigentlichen Stipulae, sondern nur ein scheidiger, den Vegetationspunkt ganz umhüllender Blattgrund gebildet worden.[1] Die Jugendstadien eines Blattes von *Melianthus major* und von *Potentilla anserina* z. B. stimmen vollständig überein, nur dass bei ersteren das Oberblatt seine Seitenglieder in akropetaler, bei letzteren in basipetaler Richtung entwickelt. Später aber finden wir bei der ersteren Pflanze eine mächtig entwickelte Axillarstipel, bei letzteren nur einen scheidigen, oben durch den Querwulst verbundenen Blattgrund. Bei *Melianthus* findet sich am fertigen Blatte eine freie Axillarstipel, bei andern Pflanzen z. B. *Ficus elastica* etc. verwachsen die Ränder derselben miteinander zu einer »Tute«, die dann von dem sich entfaltenden nächst jüngeren Blatte gesprengt werden muss. Diese gesprengte Tute bleibt bei den Polygoneen in Form einer den Stengel rings umfassenden Scheide erhalten. In der Knospe ist sie vollständig geschlossen und bedeckt den Vegetationspunkt, da die oberen Ränder der durch Betheiligung der Vorderseite des Blattgrundes ringförmigen Stipularbildung mit einander verwachsen. Eichler bezeichnet die besprochenen Stipularbildungen, weil hier nicht nur die seitlichen Partieen des Blattgrundes, sondern die ganze Peripherie derselben an der Nebenblattbildung Antheil nehmen als »totale Stipularbildung), auf die enge Verknüpfung derselben mit der Lateralstipularbildung, die oben hervorgehoben wurde, mag hier noch einmal hingewiesen sein,

Bildungen, die mit den Axillarstipeln vollständig übereinstimmen finden sich auch bei Monokotyledonen. So bei den *Potamogeton*-Arten. Das Blatt besitzt zuerst nur eine den Stengel beinahe ganz umfassende gegen die Lamina scharf abgegliederte Scheide. Später tritt dann auf der Innenfläche des Blattes, da wo die Ränder der Blattscheide sich ansetzen, eine Wucherung auf, von den beiden Seiten nach innen fortschreitend, welche die beiden Seitentheile der Blattscheide miteinander verbindet. Von der Tute der Polygoneen unterscheidet sich die der *Potamogeton*-Arten, welche bei *P. natans* z. B. sehr lang wird, und die Endknospe umschliesst dadurch, dass sie auf einer Seite offen ist. Bei ungestielt bleibenden Blättern, wie denen von *P. perfoliatum*, steht die Axillarstipel in der Blattachsel. Nicht damit zu verwechseln sind die Schuppen, die in den Achseln der Blätter von *Elodea, Stratiotes, Acorus, Hydrocharis* etc. (auch über der Axillarstipel bei *P. perfoliatum*) auftreten. Diese ligulaähnlichen *(»squamulae intravaginales«)* Bildungen gehören in den von mir untersuchten Fällen überhaupt nicht dem Blatt an, sondern entspringen aus der Stammoberfläche unmittelbar oberhalb der Blattinsertion. Es sind also Emergenzen resp. »Trichome« des Stammes. In besonders merkwürdigen Ausbildungen treten sie bei *Gunnera scabra*[1]) auf. Die »Stipulae« stehen hier in grosser Anzahl in den Blattachseln, sie erreichen eine Grösse von 6—7 Centim. und besitzen einen breiten Mittelnerv, von dem aus Seitennerven in die Seitenlacinien abgehen. Diese »Stipulae« dienen zugleich als Knospenschuppen, im Herbste, wenn die Pflanze ihre Blätter verliert, bilden sie, dachziegelartig zusammenschliessend und durch ausgesonderten Schleim verklebt die Hülle der Winterknospe.

Während die Bildung von Nebenblättern eine sehr verbreitete ist, sind die als »Stipellen« bezeichneten Gebilde nur auf wenige Formen beschränkt, die Entwicklungsgeschichte derselben ist aber nicht ohne Interesse. Es sind darunter blattartige Ausbreitungen am Grunde von Theilblättchen eines zusammengesetzten Blattes zu verstehen, sie finden sich z. B. bei *Robinia-* und *Thalictrum-*Arten. Am bekanntesten sind sie wohl bei der Gartenbohne, wo sie als spitze Zähne an der Mitte oder am Grunde jedes der drei Theilblätter stehen. Vielleicht können sie hier als rudimentäre Fiederblättchen betrachtet werden, denn sie entstehen am Grunde eines jeden Theilblattes, relativ spät, nachdem dessen Ausbildung schon ziemlich weit vorgeschritten ist. Anders bei *Thalictrum*, das übrigens auch nicht in allen Arten die erwähnten Bildungen besitzt (vergl. die Liste bei Eichler a. a. O. pag. 49). Bei *Th. aquilegifolium* stehen sie in Vierzahl am Grunde aller Verästelungen des Blattstieles je zwei auf dem Rücken und zwei auf der Vorderseite, häufig finden zwischen denselben Verwachsungen statt. Das Blatt ist aus dreizählig verzweigten Theilblättchen zusammengesetzt, die Stipellen entstehen paarweise, je eine Anlage auf dem Rücken, die andere auf der Bauchseite des Blattes, da, wo die Seitenblättchen erster Ordnung von der Rhachis abgehen. Die vier (da die Theilblätter einander gegenüber stehen und jedes zwei Stipellen hat) an den Verzweigungsstellen des Blattes stehenden Stipellen verwachsen nicht selten miteinander.

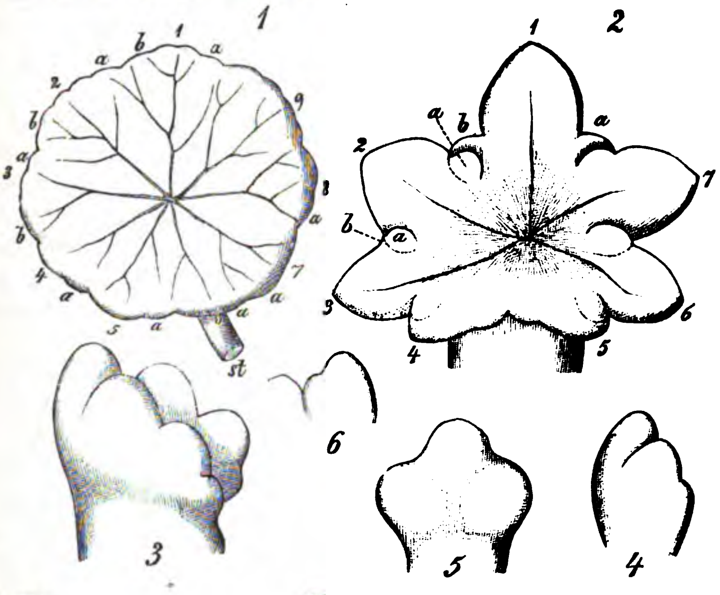
Was die »morphologische Natur« der Stipellen betrifft, so ist darüber nur das zu bemerken, dass ihr Vorhandensein zeigt, dass auch andere Stellen der Blattanlage als der Rand zur Hervorbringung von blattartigen Sprossungen befähigt sind. Diese entspringen meist dem Blattgrund als Stipulae, zuweilen sind aber auch bestimmte Stellen der Blattfläche befähigt, Aussprossungen, die Stipellen zu bilden, wie bei *Thalictrum*, während sie bei *Phaseolus*, wie erwähnt, vielleicht als rudimentäre Seitenblättchen betrachtet werden können, und noch mehr gilt dies für die *Robinia*-Arten (z. B. *Pseud-Acacia*, *hispida*, *viscosa* u. a., wo sich Stipellen in Gestalt kleiner Zähnchen, je eines unterhalb des kurzen Stieles eines Fiederblättchens oder an der Rhachis zerstreut finden, sie sind gelegentlich zu Blättchen entwickelt. Sie entstehen nach den Fiederblättchen aus der Rhachis des Blattes selbst, wie ja rudimentäre Organe häufig auch verspätet angelegt werden.

5. Abgeleitete Blattformen. Der oben geschilderte Entwicklungsgang ist derjenige, wie er der Mehrzahl der Blätter zukommt. Bei vielen treten aber im Verlauf der Entwicklung Modificationen ein, von denen einige der wichtigsten hier noch hervorgehoben sein mögen.

Eine relativ unbedeutende Modification der gewöhnlichen Blattentwicklung ist diejenige, welche zur Bildung der »schildförmigen« Blätter führt, Blattformen also die wie z. B. diejenigen von *Tropaeolum*, *Nelumbium*, *Umbilicus*; *Hydrocotyle*, *Lupinus*, *Ricinus* dadurch ausgezeichnet sind, dass die Blattfläche sich nicht direkt in den Blattstiel fortsetzt, sondern der letztere auf der Unterseite der Lamina sich ansetzt (vergl. Fig. 49). Es tritt hier genau dieselbe Erscheinung auf, wie bei der »totalen Stipularbildung«, die nämlich, dass auch hier eine Zone auf der Rückenseite des Blattes, hier natürlich des Oberblattes, dicht an der Stielinsertion sich an der Spreitenbildung betheiligt, so dass die Spreite über den Stiel hinauswächst.[1] Anfangs aber zeigen die schildförmigen Blätter durchaus die gewöhnliche Entwicklung, erst später tritt die erwähnte Aenderung ein. Dass hier also kein neuer Entwicklungsmodus, sondern nur eine sekundäre Modification des gewöhnlichen Entwicklungsganges vorliegt, das geht auch daraus hervor, dass ein und dieselbe Pflanze schildförmige und nicht schildförmige Blätter produciren kann. So z. B. *Umbilicus pendulinus*, bei welchen ich nicht selten beobachtet habe, dass bei den untersten Blättern die Lamina sich direkt an den Blattstiel ansetzt, was bei den Primärblättern von Pflanzen mit derartigen Blättern überhaupt wohl die Regel ist. Es ist auch die »Schildform« der Blätter auf die verschiedensten Verwandtschaftskreise in gelegentlichem Vorkommen vertheilt.

---

[1]) Vergl. Reinke, Morphol. Abhndl. pag. 78 ff.



(B. 370.) Fig. 49.

Hydrocotyle vulgaris, Blattentwicklung. 1 ein fertiges, »schildförmiges« Blatt. st Blattstiel. 2 junges Blatt vergrössert. 3—6 successiv jüngere Entwicklungsstadien. 3, 4, 6 von der Seite, 5 von der Vorderfläche.

Als Beispiel für die Entwicklungsgeschichte der in Rede stehenden Blätter diene die des Blattes der Umbellifere *Hydrocotyle vulgaris*, einer Pflanze, deren Hauptstamm auf feuchtem Boden kriecht, während die Blattstiele negativ geotropisch sind und die Blattflächen annähernd rechtwinklig zu ihnen, also horizontal, stehen. Die ersten Entwicklungsstadien stimmen mit denen anderer Umbelliferen-Blätter überein. Das Oberblatt setzt sich also auch hier in den Blattgrund direkt fort, die Entwicklung der Seitenglieder erster Ordnung erfolgt in absteigender Folge (Fig. 49 3—6), wofür mir bei den Umbelliferen kein weiteres Beispiel bekannt ist; indess wird auf diesen Umstand auch kein Gewicht zu legen sein, da die Entwicklungsfolge anderwärts *(Spiraea)* ja nicht einmal innerhalb ein und derselben Gattung constant ist (pag. 227). In dem in Fig. 49, 3, reproducirten Stadium ist das Blatt noch nicht schildförmig, wohl aber macht die Blattfläche (die in der Fig. gefaltet ist) mit dem massig erscheinenden Blattstiel einen schiefen Winkel. Nun wächst die zwischen den untersten Blattlappen gelegene, dicht an den Stiel angrenzende Partie des Oberblattes, der jungen Blattspreite, ebenfalls flächenförmig aus, dadurch sind die untersten Blattlappen mit einander vereinigt und die Schildform des Blattes eingeleitet. Der untere, dem Blattstiel nähere Theil der Blattfläche ist aber anfangs viel kleiner als der obere, der Stiel also unsymmetrisch inserirt. Erst später gleicht sich dies durch stärkeres Wachsthum der unteren Partie wieder aus, so dass beim fertigen Blatt (Fig. 49, 1) der Stiel annähernd in der Mitte der Blattspreite inserirt ist, und von hier aus strahlen auch die Blattnerven. Die Glieder erster Ordnung des Blattes verzweigen sich noch weiter, indem sie an ihrer Basis je ein Seitenblättchen bilden (Fig. 49 2). Am fertigen Blatte aber ist davon kaum noch etwas zu erkennen: Die Gliederung des Blattes spricht sich nur durch seichte Kerben am Blattrande aus, deren gegenseitiges Verhältniss (in der Fig. durch die Bezifferung angedeutet) indess an den meisten Blättern ohne Kenntniss der Entwicklungsgeschichte nicht mehr erkennbar ist. Vergleicht man Fig. 49, 1 mit Fig. 49, 2, so erhellt ohne Weiteres, dass das Blatt in seinem früheren Entwicklungsstadium eine relativ reichere Gliederung besass, als im fertigen Zustand, also in dieser Beziehung übereinstimmt mit anderen verwandten Formen, deren Blatt auch im fertigen Zustand eine meist reiche Gliederung zeigt. Bei *Hydrocotyle* wird dieselbe verwischt, indem die Seitenblättchen nach ihrer Anlegung nur noch sehr wenig wachsen, während die Blattfläche selbst sich noch beträchtlich vergrössert.

---

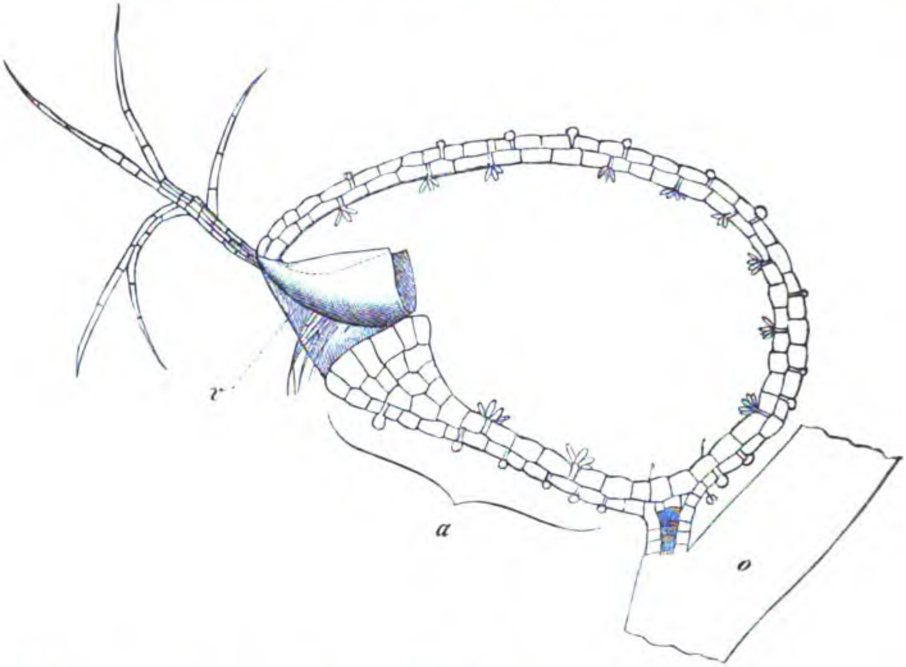
[1] Auf demselben Wachsthumsvorgang beruht die Bildung von Staubblättern mit »versatilen« Antheren, wie sie z. B. viele Monokotylen besitzen.

Mit dem eben Geschilderten stimmen der Hauptsache nach wohl sämmtliche schildförmige Blätter überein. So *Nelumbium luteum* und *Umbilicus pendulinus, Tropaeolum*[1]) etc. Ueberall finden wir anfangs Uebereinstimmung mit der gewöhnlichen Blattform, und bei gegliederten Blättern basipetale Anlegung der Glieder, sodann Auftreten der Wucherung aus der Rückenseite des Blattes; auch der Umstand, dass das Blatt in der Jugend reicher gegliedert ist als später, wiederholt sich z. B. bei *Tropaeolum* und *Umbilicus*, ein Umstand, der meiner Meinung neben anderen Momenten durchaus dafür spricht, dass die Schildform der Blätter der betreffenden Gewächse erst eine relativ spät erworbene ist, während die Vorfahren derselben noch die gewöhnliche Blattform besassen. Dass bei *Podophyllum peltatum* wie TRÉCUL angiebt (ich hatte leider keine Gelegenheit diese Pflanze zu untersuchen), die Seitenblätter nicht basipetal, sondern simultan entstehen, ist von keinem grossen Belang. — Bleibt die primäre Blattfläche sehr klein, so strahlen scheinbar vom Blattstiele aus eine Anzahl kreisförmig gestellter Seitenblättchen wie bei *Lupinus*, die Entwicklung ist hier aber dieselbe basipetale Anlage der Seitenglieder, Auftreten eines Querwulstes auf der unteren Grenze der Lamina etc. Bei den vierblätterigen *Oxalis*-Arten bilden sich zuerst drei Blättchen, wie z. B. bei den dreiblätterigen *Trifolium*-Arten, das vierte entsteht zwischen den beiden unteren Seitenblättchen, entspringt also ebenfalls aus der Rückenseite der Blattfläche, während bei *Oxalis lasiandra* (nach TRÉCUL) sich hier wie bei *Lupinus* ein transversaler Wulst bildet, aus dem eine grössere Anzahl neuer Theilblättchen hervorgehen. Im Allgemeinen wiederholt sich hier also überall derselbe Vorgang bei dem eben nur die Betheiligung eines Stückes Rückenfläche der Blattlamina dem gewöhnlichen Verhalten gegenüber das neue ist. — Wie auf der Oberseite des Blattes, so können übrigens auch auf der Unterseite desselben eine Neubildung auftreten, welche eine schildförmige Gestalt des Blattes veranlasst. So bei den Staubblättern der meisten Cupressineen[1]) den Deckblättern mancher Piperaceen[2]), z. B. *Peperomia* u. a.

---

[1]) TRÉCUL a. a. O. pag. 261.

Ein ähnlicher Vorgang, wie bei der Bildung schildförmiger Blätter liegt der Entwicklung der sonderbaren Blattbildungen zu Grunde, welche sich bei einigen insektivoren Pflanzen finden.[3]) Von einigen Formen soll dieselbe im Folgenden geschildert werden.



(B. 371.) Fig. 50.

Längsschnitt durch eine »Blase« von *Utricularia vulgaris*. Links der Eingang in dieselbe, welche durch die Klappe v verschlossen ist. a Theil der Blasenwand, welcher aus dem Querwulste a Fig. 51 hervorgegangen ist. Die Blasenwand ist ursprünglich dreischichtig, die Mittelschicht wird aber später resorbirt.

1. Utricularia. An den fiederförmig verzweigten Blättern (nicht Zweigen, wie Drude a. a. O. pag. 134 schreibt) sitzen zahlreiche plattgedrückte Schläuche (Fig. 50), welche an einer Seite offen, hier aber mit einer Klappe (v Fig. 50), verschlossen sind, welche mit ihrem freien Ende unter einem vorspringenden Wulste des unteren Randes der Oeffnung aufliegt, sodass kleineren Insekten zwar ein Eindringen in den Schlauch, nicht aber ein Herauskommen aus demselben möglich ist. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass diese Schläuche, von denen die Pflanze ihren Namen hat, umgewandelte Blattfiedern, zuweilen, wie bei den Keimpflanzen, auch umgewandelte ganze Blätter sind. Es ergiebt sich dies schon aus ihrer Stellung (Fig. 51, 1) sowie daraus, dass die Umwandlung nicht selten unter-

---

[1]) Goebel, Beiträge etc. Bot. Zeit. 1881. pag. 702.

[2]) Schmitz, Die Blüthentwicklung der Piperaceen in Hanstein's botan. Abhandl. II. Bd. I. Heft.

[3]) Ueber die fertigen Verhältnisse vergl. Drude's Abhandl. über insektenfressende Pflanzen im 1. Bd. dieses Handbuches.

bleibt, und man dann an ihrer Stelle ein einfaches, kleines Fiederblättchen findet. Und dasselbe Resultat ergiebt die Entwicklungsgeschichte. Es erscheint die Schlauchanlage in Form eines kleinen Zäpfchens, das gewöhnlich die Stelle des untersten Fiederblättchens eines Blattstiels erster Ordnung einnimmt. Auf der Rückenfläche des Blättchens erscheint nun zunächst ein Querwulst, welcher später den unteren Theil (a Fig. 50) der Schlauchwandung bildet. Hinter demselben entsteht (durch gesteigertes Flächenwachsthum) eine Vertiefung, die sich vergrössert, indem gleichzeitig der Querwulst in die Höhe wächst. Der oberhalb des letzteren gelegene Theil des Blättchens wächst auf seiner Hinterseite stärker als auf seiner Vorderseite und krümmt seine Spitze in Folge dessen dem Querwulst zu (Fig. 51 3). Dadurch wird die ursprüngliche offene Mündung der hinter diesem liegenden Gewebe verengert, sie erscheint in Fig. 50, 5, noch als breitgezogener Spalt. Schliesslich aber wird die Mündung ganz verschlossen, indem der obere Blättchentheil über die Innenseite des Querwulstes hinauswächst, und sich später dann zur Klappe gestaltet, welche den Eingang zur Blase, deren weitere Gestaltveränderungen hier nicht in Betracht kommen, verschliesst. Das Auftreten dieses Querwulstes stimmt ganz überein mit den Vorgängen bei der Bildung schildförmiger Blätter, nur kommt bei *Utricularia* noch die eigenthümliche Einkrümmung des oberen Blatttheiles hinzu.

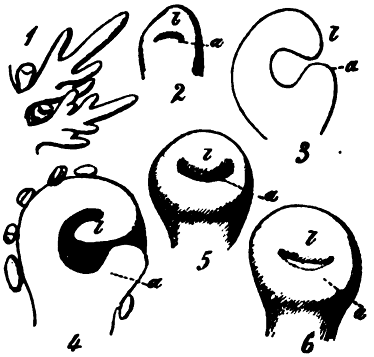


Fig. 51. (B. 372.)

Utricularia vulgaris. 1 Theil des gefiederten Blattes, an jeder Seitenfieder an der Basis statt eines Fiederblättchens ein junger Utriculus, etwas mehr der Bauchseite des Blattes genähert. 2 Ein junger Utriculus von der Oberseite, auf derselben hat sich die wulstige Erhöhung, a gebildet, hinter welcher die Blattfläche schon eine Vertiefung zeigt. 3 Optischer Durchschnitt eines jungen Utriculus. a die wallartige Erhebung, die bedeutend herangewachsen ist, l die Blattlamina, die sich convex gegen a krümmt, 5 eine 3 entsprechende Flächenansicht. Die Mündung des Utriculus ist noch nicht verschlossen, sondern durch einen breiten Spalt gebildet. 4 Etwas älteres Stadium halbirt, der obere Blatttheil hat sich über a hereingeschlagen, und bildet so die Verschlussklappe. 6 ein wenig jüngeres Stadium in Flächenansicht.

Die hier mitgetheilten Untersuchungsresultate stehen im Widerspruch zu denen PRINGSHEIM's (Monatsber. d. Berl. Akad. 1869 pag. 104). Nach ihm soll der Schlauch ein metamorphositer Spross sein, und dies sowohl aus der Entwicklungsgeschichte als den Stellungsverhältnissen hervorgehen. Was die erstere betrifft, so ist deren Deutung bei PRINGSHEIM begründet auf der habituellen Aehnlichkeit mit den Anlagen schmächtiger Sprosse, die allerdings den Blasenanlagen ziemlich gleichen. Sie besitzen, wie alle *Utricularia*-Sprosse einen eingekrümmten Vegetationspunkt, und PRINGSHEIM fasst demgemäss auch das eingekrümmte Blattende als Vegetationspunkt eines Sprosses auf, an welchem Blattanlagen entstehen sollen. Diese sind aber nicht vorhanden, es sind vielmehr die, die Vertiefung begrenzenden Seitenränder des Blattes. Die Wucherung fasst PRINGSHEIM als Vegetationskegel eines Tochtersprosses auf, der später mit dem primären Vegetationskegel zur Bildung des Ventils verwachsen soll. Eine solche Verwachsung findet nicht statt, sondern das Ventil wird von dem eingekrümmten oberen Blatttheil gebildet. In PRINGSHEIM's Fig. 6 a a fehlt die untere Contour derselben, deshalb sieht es so aus, als ob statt einer Klappe ein Trichter vorhanden sei. Dass sekundäre Schläuche an einem Schlauch entstehen können, beweist die Sprossnatur derselben ebenfalls nicht, es sind diese sekundären Schläuche dann eben sekundäre Blattfiedern, wie sie an den nicht metamorphosirten vegetativen Blattstrahlen regelmässig auftreten. Dass statt des Schlauches auch ein Spross auftreten kann, ist ebenfalls kein Beweis. Denn blattbürtige Sprosse sind bei den Utricularien überhaupt keine Seltenheit, sie stehen aber nicht genau an der Stelle eines Fiederblättchens (resp. Schlauches). Dasselbe gilt für die von PRINGSHEIM als weitere Stütze seiner Ansicht aufgestellten blattachsel-

Die sämmtlichen Verzweigungen, deren Entstehungsfolge eben besprochen wurde, entstehen aus dem Rande des Blattes, eine Ausnahme bilden nur die unten zu besprechenden schildförmigen Blätter. Es hat zwar, wenn man ein junges Blatt in der Rückenseite betrachtet, nicht selten den Anschein, als ob aus der Blattoberseite Auszweigungen entsprängen, allein man überzeugt sich in diesen Fällen, dass dieser Anschein dadurch zu Stande kommt, dass die betreffenden, Auszweigungen producirenden Blattheile concav vertieft sind, so dass also die Ränder, aus denen die Auszweigungen entspringen nach oben sehen (vergl. die Anm. und Fig. 46). Die letzteren sind dabei allerdings nicht selten der Blattoberseite genähert, allein eine wirkliche Betheiligung der letzteren bei der Bildung seitlicher Organe habe ich, im Gegensatz zu EICHLER's Angaben nirgends konstatiren können. Es würde der Nachweis eines derartigen Vorganges nicht unerwünscht sein, um ihn zur Vergleichung mit Vorgängen heranziehen zu können, wie sie im Androeceum mancher Blüthen sich abspielen. Dass die Verzweigung der Blattlamina keine für die einzelne Pflanze konstante ist, braucht kaum betont zu werden. Sehr viele Pflanzen bringen in der Jugend unverzweigte Blätter hervor, die mit zunehmendem Alter eine immer reichere Gliederung gewinnen. Andererseits produciren auch Pflanzen mit gewöhnlich unverzweigten Blättern gelegentliche Varietäten oder nur einzelne Aeste mit gegliederten Blättern (z. B. *Fagus silvatica)* oder an einfach gefiederten Blättern treten statt einfacher Fiederblättchen gefiederte Theilblättchen auf (gelegentlich bei *Gleditschia* u. a.) Inwiefern die Verzweigung (bei den Wasserpflanzen) durch äussere Verhältnisse bestimmt sind, darauf wird anderwärts einzugehen sein.

Nicht nur das »Oberblatt« d. h. die Anlage der Blattspreite ist zur Produktion von seitlichen Organen befähigt, sondern auch der Blattgrund. Die Sprossungen desselben erscheinen im fertigen Zustand als Anhängsel der Blattbasis, die oft von den untersten Sprossungen der Blattspreite sich nur wenig unterscheiden, und als »Nebenblätter« oder Stipulae bezeichnet werden. Diese Nebenblätter fehlen den Monokotylen[1]), und finden sich auch bei den Dikotylen nur an gestielten Blättern. Es sind die Stipeln Schutzorgane einerseits für die Blattspreite des betreffenden Blattes selbst, die langsamer heranwachsend als die Stipeln oft zwischen den letzteren verborgen ist, andererseits für die Stammknospe. Demgemäss ist ihre Lebensdauer oft eine viel kürzere als die des Blattes an dem sie stehen: sie fallen bei vielen Bäumen z. B. *Fagus*, *Quercus* nach der Entfaltung des Blattes ab, bei andern Pflanzen, wie bei den Leguminosen (sehr gross und blattähnlich sind sie z. B. bei der Erbse, auch bei den *Viola*-Arten) dagegen sind sie wie die übrigen Theile des Blattes grün und unterstützen dieselben in der Assimilationsthätigkeit, und bleiben dem entsprechend auch so lange frisch als das übrige Blatt. Dasselbe geschieht da, wo die Stipeln Anhängsel an dem verlängerten Blattgrunde darstellen, wie z. B. den Rosen. Bei *Lathyrus*

---

der Blattfläche stehen, sind nämlich nichts anderes als die nach der Rückenseite des Blattes zu eingefalteten Blattränder.

[1]) Wenigstens sind mir keine derartige Fällen bekannt. Die Ranken von *Smilax* sind wohl theilweise als ungebildete Stipulae betrachtet worden (MOHL, MIRBEL, TRÉCUL, A. BRAUN u. a.) während andere, z. B. DE CANDOLLE, sie für umgebildete Seitenblättchen halten. Für beide Meinungen lassen sich schlagende Gründe nicht anführen, ebenso berechtigt erscheint es, sie als automorphe d. h. als Neubildungen, nicht als Umbildungen früherer Organe zu betrachten. Uebrigens verweise ich auf die eingehende Discussion dieser Frage bei DELPINO, Contribuzioni alla Storia dello sviluppo del regno vegetale I Smilacee, Genova 1880. pag. 19 ff.

Aphaca, wo die Blattspreite selbst verkümmert, resp. sich zu einer fadenförmigen Ranke ausbildet, sind die Stipeln sogar die einzigen Assimilationsorgane. Sie sind auch hier mächtiger entwickelt, als bei den ersten von der Keimpflanze producirten Blättern, bei welchen die Blattspreite noch nicht verkümmert ist. Wie ich nachgewiesen habe¹) ist diese Vergrösserung der Stipeln als eine direkte Folge der Verkümmerung der Spreite aufzufassen, gemäss einem weit verbreiteten gegenseitigen Abhängigkeitsverhältniss (Correlation) der einzelnen Organe einer Pflanze, wobei das Zurückbleiben oder die Verkümmerung eines Organs mit einer ausgiebigeren Entwicklung eines anderen verbunden ist. Denselben Effekt kann man künstich z. B. bei *Vicia Faba* hervorrufen. Entfernt man möglichst frühzeitig die Blattspreiten, so findet eine relativ sehr bedeutende Vergrösserung der zu diesem Blatte gehörigen Nebenblätter statt, einige Zahlen mögen als Beispiele dienen. Von zwei in einem Topfe aus gleichschweren Samen erwachsenen Pflanzen wurden der einen die Blätter gelassen, bei der andern die Blattspreiten möglichst bald exstirpirt. Gemessen wurde, da die Stipulae eines Blattes gewöhnlich von derselben Grösse sind, je eine Stipula. Die Fläche der Stipulae betrug

	bei der ersten Pflanze	bei der zweiten
1. Blatt	141 □ Millim.	239 □ Millim.
2. Blatt	172 „ „	561 „ „
3. Blatt	165 „ „	920 „ „

Ein derartiges Abhängigkeitsverhältniss findet aber nicht bei allen Pflanzen, z. B. nicht bei *Phaseolus multiflorus* statt. Es ist aber offenbar auf dasselbe Princip der Correlation zurückzuführen, dass, wie ich dies an dem oben erwähnten Blatte von *Vicia Faba* beobachtete, der sonst verkümmernde Endtheil des Blattes (der als kleines Spitzchen zwischen den zwei grossen Fiederblättchen steht) sich zu einer grossen Blattfläche gestaltet, wenn die beiden Fiederblättchen — aus unbekannten Ursachen — fehlschlagen. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass man dasselbe Resultat auch erhielte, wenn man früh genug die Anlagen der Fiederblättchen entfernen würde, ebenso wie man die normal verkümmernde Endknospe der Sprosse von *Syringa* zur Entwicklung veranlassen kann, wenn man die obersten Seitenknospen entfernt.

Die sämmtlichen Laubblätter derjenigen Pflanzen, welche mit Nebenblättern versehen sind, pflegen solche zu besitzen, mit Ausnahme der Kotyledonen²). Indess gilt auch dieser Satz nicht ausnahmslos: *Tropaeolum majus*³) besitzt Stipeln nur an den beiden ersten, anf die Kotyledonen folgenden Blättern, die folgenden entbehren dieselben, eine Thatsache, die ich als ein Beispiel für die unten zu besprechende Erscheinung betrachte, dass die Primärblätter oft Eigenschaften besitzen, die einst denen der ganzen Pflanze zukamen. *Tropaeolum* stammt meiner Ansicht nach von einer früher mit Nebenblättern versehenen Form ab, die verwandten Geraniaceen besitzen ja solche auch in der That an sämmtlichen Blättern.

Was die Stellung der Stipulae betrifft, so unterscheidet die beschreibende Botanik zwischen »stipulae axillares« und »stipulae laterales«. Letztere, die gewöhnlichste Form, sind seitlich am Grunde des Blattstiels inserirt, erstere stehen

---

¹) Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes, Bot. Zeit. 1880.

²) Dass die im Wesentlichen als Schutzorgane funktionirenden Stipeln an den Kotyledonen, die von der Samenschale umschlossen sind, überflüssig sind, ist klar, jedoch scheinen einige Pflanzen auch an den Kotyledonen Nebenblätter zu besitzen. So *Thelygonum Cynocrambe*.

³) IRMISCH, Flora 1856, pag. 691.

in der Blattachsel als eine einheitliche Gewebeplatte. Die Entwicklungsgeschichte zeigt indess, dass die unten näher zu besprechenden Axillarstipeln nur eine sekundäre Modifikation der Lateralstipeln darstellen. Während nämlich die seitenständigen Stipulae dadurch entstehen, dass der Rand des Blattgrundes zu beiden Seiten der Insertion des Oberblattes blattartig auswächst, betheiligt sich bei den Axillarstipeln auch die an der Grenze zwischen Blattgrund und Oberblatt gelegene Zone, welche auswachsend die beiden seitlichen Sprossungen mit einander vereinigt. Zeigt der Blattgrund nach Anlegung von Lateralstipeln noch ein beträchtliches Wachsthum, so verlaufen die Lateral-Stipulae in den scheidenförmig erweiterten Blattgrund, wie z. B. bei den Blättern von *Rosa*, ein Verhalten, das die beschreibende Botanik früher mit dem (auf irriger Voraussetzung beruhenden) Namen der »Stipulae adnatae« bezeichnete.

Die zeitliche Entstehung¹) der Stipulae ist keine fest bestimmte, sie erfolgt aber immer erst nach der Differenzirung des Primordialblattes in Blattgrund und Oberblatt, entweder vor oder nach Anlegung der Glieder erster Ordnung an der Spreitenanlage. Dieser Satz ist für das Verständniss mancher Knospenschuppen (*Quercus* etc.) wichtig, weil aus ihm hervorgeht, dass überall, da wo Stipulae vorhanden sind, auch eine Spreitenanlage vorhanden sein muss, die aber bei den genannten Knospenschuppen auf sehr frühem Stadium schon verkümmern kann. Auch bei den Stipulen ist Verkümmerung nicht selten. Ein wahrscheinlich hierher gehöriger Fall totaler Verkümmerung (bei *Tropaeolum*) wurde oben schon angeführt. In andern Fällen sind die Stipulen noch als kleine Zähnchen vorhanden, z. B. *Coronilla varia*, in noch andern erleiden sie unten zu besprechende Umbildungen. Hier sind zunächst einige Fälle zu erwähnen, bei denen keine Umbildung der Nebenblätter, sondern nur Modifikationen in ihrem Entwicklungsgange stattfinden. Eine der häufigst vorkommenden ist die der Verwachsung der Stipulae, wie man sie an gegenständigen Blättern z. B. bei *Humulus Lupulus* und in geringerem Grade auch bei andern verwandten Pflanzen wie *Urtica dioïca* zu beobachten Gelegenheit hat. Hier sind die beiden einander nahestehenden Stipulae der einander gegenüberstehenden Blätter eines Blattpaares bald vollständig frei, bald findet man sie an ihrer Basis mehr oder weniger weit hinauf vereinigt, so dass sie selbst ein scheinbar einheitliches Blättchen darstellen können, dessen Natur aber aus den beiden Zipfeln am Ende leicht erhellt. Die Anlagen der Stipulae erscheinen hier jedenfalls getrennt, es liegt aber keine wirkliche Verwachsung vor, bei der sich die ursprünglich freien, benachbarten Ränder mit einander vereinigen, sondern es beruht, wie so häufig in derartigen Fällen, die Vereinigung auf einem gesteigerten Wachsthum der gemeinschaftlichen Insertionszone der beiden Stipularanlagen. Eine ähnliche Verwachsung findet sich auch bei manchen Geraniaceen etc. und, in auffallender und bedeutend modificirter Form auch bei vielen Rubiaceen. Bei verschiedenen ausländischen Rubiaceen sind die Nebenblätter vollständig miteinander »verwachsen«, aber doch von den grossen Laubblättern, zu denen sie gehören, auffallend verschieden. Bei der einheimischen Abtheilung der Stellaten dagegen sind äusserlich die Blätter und Nebenblätter einander vollständig gleich, und bilden scheinbar zusammen einen vier- bis achtgliedrigen Winkel, in dem man die eigentlichen Blätter nur daran erkennt, dass sie Knospen in ihren Achseln haben²). Die

---

¹) Vergl. EICHLER, a. a. O., pag. 26.

²) Dies erkannte schon DE CANDOLLE, Organographie, pag. 349. — Was hier als Regel vorkommt (Uebereinstimmung der Stipula mit Laubblättern) findet sich bei den unteren Blättern

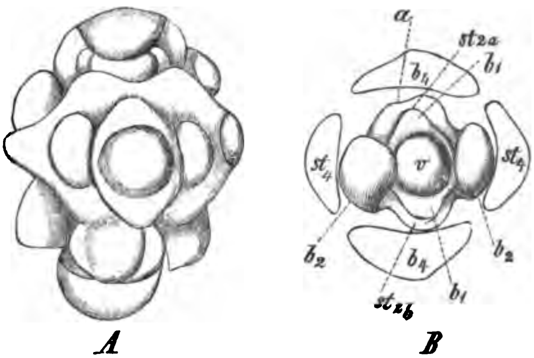


Fig. 48. (B. 369.)

A Oberansicht des Vegetationspunktes eines Sprosses von *Galium uliginosum* mit »sechsgliedrigen« d. h. aus zwei (mit Achselsprossen versehenen) Blättern und vier Nebenblättern bestehenden Blattquirlen. B Oberansicht eines Vegetationspunktes von *G. palustre* mit »vierzähligen« Blattquirlen b_1, b_2, b_4 die Blätter, st_1, st_2 etc. die Nebenblätter.

Richtigkeit dieser, schon durch den Vergleich mit verwandten Formen nahegelegten Anschauung ergiebt sich auch aus der Entwicklungsgeschichte¹) (vergl. Fig. 48). Betrachtet man einen Vegetationspunkt von oben, so sieht man die Anlage des »Blattwirtels« in Form eines Ringwalles über die Oberfläche desselben hervortreten. Die Blattanlagen treten an zwei einander opponirten Stellen des Ringwalles bald durch stärkeres Wachsthum hervor, und es zeigt eine solche Scheitelansicht leicht, dass die Blattstellung eine zweigliedrig decussirte ist. Die Weiterentwicklung ist bei den einzelnen Arten verschieden, am einfachsten bei denjenigen mit sechsblättrigen Wirteln, wie sie bei *Galium Mollugo* (wo gewöhnlich 8 Blätter in einem Wirtel vorhanden sind) und häufiger bei *Galium uliginosum* vorkommen. Die Stipulae erscheinen hier nach Anlage der Blätter, indem sie aus dem Rande der ringförmigen Anlage zwischen den Laubblättern entspringen (Fig. 48, A) und nun allmählich zu gleicher Form und Grösse wie die eigentlichen Blattanlagen heranwachsen. Zuweilen (regelmässig bei bestimmten Arten) entstehen zwischen zwei Blattanlagen auch mehr als zwei Nebenblätter, so dass der »Wirtel« dann also mehr als sechsgliedrig wird. — Andrerseits kommen Minderzahlen vor. Bei *Galium palustre* z. B. finden sich in den Scheinquirlen vier gleichgestaltete, einnervige Blättchen, die sich nur dadurch von einander unterscheiden, dass nur zwei, einander opponirte, Axillarsprosse haben. Nach Eichler soll hier eine echte Verwachsung ursprünglich getrennter Glieder vorliegen, jedes der beiden Nebenblätter also aus zwei ursprünglich getrennten Anlagen entstanden sein. Ich finde indess, dass dies bei *Galium palustre* nicht oder doch nur sehr selten der Fall ist, man findet allerdings zuweilen den Rand der Nebenblattanlage ausgebuchtet oder wenigstens verbreitet, resp. schräg abgestutzt, (Fig. 48 B st_2a bei a) und ist gewiss berechtigt, dies als Andeutung für die Anlage zweier Stipulae zu betrachten, allein öfter sah ich eine solche Andeutung nicht, sondern die Nebenblattanlage erscheint gleich einheitlich. Wir haben es also hier mit einem, der namentlich bei Blüthen so häufigen Fälle von »Fälschung« der Entwicklungsgeschichte zu thun, welche in der Einleitung erwähnt wurden. Es ist in der That an die Stelle der beiden Stipularanlagen hier eine Neubildung, das Auftreten eines einzigen Blättchens getreten. Die vergleichende Morphologie würde hier wohl von einer »congenitalen Verwachsung« sprechen, was eine unnöthige Umschreibung der Thatsache wäre, dass, wo andere *Galium*-Arten zwei Stipulae haben, hier von Anfang an nur eine einzige vorhanden ist.

---

von *Tropaeolum minus* zuweilen als Monstrosität: sie können sich alle oder theilweise als schildförmige Blättchen ausbilden (Irmisch, Flora 1856, pag. 692).

¹) Wie zuerst Eichler nachwies a. a. O., pag. 31, mit dessen Angaben meine Resultate aber nicht überall übereinstimmen.

Bei zerstreut stehenden Blättern können die Stipulae eines Blattes auch auf der dem Blatte entgegengesetzten Seite mit einander verwachsen, so z. B. bei *Trifolium montanum*, *Astragalus Cicer* u. a.

Auch die »Axillarstipeln« sind wie erwähnt nur eine sekundäre Modification der seitenständigen, wobei es überdies nicht an Uebergangsformen zwischen den beiden Arten fehlt, wie denn auch beide Arten innerhalb ein- und derselben Familie an ein und derselben Pflanze vorkommen. Zu den Axillarstipeln gehören z. B. die »Tuten« der *Polygonum*-Blätter, welche eine, am Grunde des Blattes stehende häutige Röhre darstellen. So auch bei den *Rheum*-Arten. Bei den oberen Blättern von *Rheum undulatum* gegen die Blüthenstandsregion hin aber findet man an den Blättern freie, seitenständige Stipulae. Schon diese Thatsache lässt auf die oben erwähnte genetische Beziehung zwischen den beiden Arten von Nebenblättern schliessen. Die Axillarstipel von *Melianthus* etc. entsteht auf die Weise, dass an der oberen Grenze der Blattzone sich ein Transversalwulst bildet, welcher nun die beiden seitlichen Ausbreitungen des Blattgrundes vereinigt und mit denselben heranwächst (vergl. auch Fig. 47 II A von *Potentilla anserina*). Ganz derselbe Vorgang findet vielfach da statt, wo keine eigentlichen Stipulae, sondern nur ein scheidiger, den Vegetationspunkt ganz umhüllender Blattgrund gebildet worden.' Die Jugendstadien eines Blattes von *Melianthus major* und von *Potentilla anserina* z. B. stimmen vollständig überein, nur dass bei ersteren das Oberblatt seine Seitenglieder in akropetaler, bei letzteren in basipetaler Richtung entwickelt. Später aber finden wir bei der ersteren Pflanze eine mächtig entwickelte Axillarstipel, bei letzteren nur einen scheidigen, oben durch den Querwulst verbundenen Blattgrund. Bei *Melianthus* findet sich am fertigen Blatte eine freie Axillarstipel, bei andern Pflanzen z. B. *Ficus elastica* etc. verwachsen die Ränder derselben miteinander zu einer »Tute«, die dann von dem sich entfaltenden nächst jüngeren Blatte gesprengt werden muss. Diese gesprengte Tute bleibt bei den Polygoneen in Form einer den Stengel rings umfassenden Scheide erhalten. In der Knospe ist sie vollständig geschlossen und bedeckt den Vegetationspunkt, da die oberen Ränder der durch Betheiligung der Vorderseite des Blattgrundes ringförmigen Stipularbildung mit einander verwachsen. Eichler bezeichnet die besprochenen Stipularbildungen, weil hier nicht nur die seitlichen Partieen des Blattgrundes, sondern die ganze Peripherie derselben an der Nebenblattbildung Antheil nehmen als »totale Stipularbildung), auf die enge Verknüpfung derselben mit der Lateralstipularbildung, die oben hervorgehoben wurde, mag hier noch einmal hingewiesen sein,

Bildungen, die mit den Axillarstipeln vollständig übereinstimmen finden sich auch bei Monokotyledonen. So bei den *Potamogeton*-Arten. Das Blatt besitzt zuerst nur eine den Stengel beinahe ganz umfassende gegen die Lamina scharf abgegliederte Scheide. Später tritt dann auf der Innenfläche des Blattes, da wo die Ränder der Blattscheide sich ansetzen, eine Wucherung auf, von den beiden Seiten nach innen fortschreitend, welche die beiden Seitentheile der Blattscheide miteinander verbindet. Von der Tute der Polygoneen unterscheidet sich die der *Potamogeton*-Arten, welche bei *P. natans* z. B. sehr lang wird, und die Endknospe umschliesst dadurch, dass sie auf einer Seite offen ist. Bei ungestielt bleibenden Blättern, wie denen von *P. perfoliatum*, steht die Axillarstipel in der Blattachsel. Nicht damit zu verwechseln sind die Schuppen, die in den Achseln der Blätter von *Elodea*, *Stratiotes*, *Acorus*, *Hydrocharis* etc. (auch über der Axillarstipel bei *P. perfoliatum*) auftreten. Diese ligulaähnlichen *(»squamulae intravaginales«)* Bildungen gehören in den von mir untersuchten Fällen überhaupt nicht dem Blatt an, sondern entspringen aus der Stammoberfläche unmittelbar oberhalb der Blattinsertion. Es sind also Emergenzen resp. »Trichome« des Stammes. In besonders merkwürdigen Ausbildungen treten sie bei *Gunnera scabra*[1]) auf. Die »Stipulae« stehen hier in grosser Anzahl in den Blattachseln, sie erreichen eine Grösse von 6—7 Centim. und besitzen einen breiten Mittelnerv, von dem aus Seitennerven in die Seitenlacinien abgehen. Diese »Stipulae« dienen zugleich als Knospenschuppen, im Herbste, wenn die Pflanze ihre Blätter verliert, bilden sie, dachziegelartig zusammenschliessend und durch ausgesonderten Schleim verklebt die Hülle der Winterknospe.

Während die Bildung von Nebenblättern eine sehr verbreitete ist, sind die als »Stipellen« bezeichneten Gebilde nur auf wenige Formen beschränkt, die Entwicklungsgeschichte derselben ist aber nicht ohne Interesse. Es sind darunter blattartige Ausbreitungen am Grunde von Theilblättchen eines zusammengesetzten Blattes zu verstehen, sie finden sich z. B. bei *Robinia-* und *Thalictrum*-Arten. Am bekanntesten sind sie wohl bei der Gartenbohne, wo sie als spitze Zähne an der Mitte oder am Grunde jedes der drei Theilblätter stehen. Vielleicht können sie hier als rudimentäre Fiederblättchen betrachtet werden, denn sie entstehen am Grunde eines jeden Theilblattes, relativ spät, nachdem dessen Ausbildung schon ziemlich weit vorgeschritten ist. Anders bei *Thalictrum*, das übrigens auch nicht in allen Arten die erwähnten Bildungen besitzt (vergl. die Liste bei Eichler a. a. O. pag. 49). Bei *Th. aquilegifolium* stehen sie in Vierzahl am Grunde aller Verästelungen des Blattstieles je zwei auf dem Rücken und zwei auf der Vorderseite, häufig finden zwischen denselben Verwachsungen statt. Das Blatt ist aus dreizählig verzweigten Theilblättchen zusammengesetzt, die Stipellen entstehen paarweise, je eine Anlage auf dem Rücken, die andere auf der Bauchseite des Blattes, da, wo die Seitenblättchen erster Ordnung von der Rhachis abgehen. Die vier (da die Theilblätter einander gegenüber stehen und jedes zwei Stipellen hat) an den Verzweigungsstellen des Blattes stehenden Stipellen verwachsen nicht selten miteinander.

Was die »morphologische Natur« der Stipellen betrifft, so ist darüber nur das zu bemerken, dass ihr Vorhandensein zeigt, dass auch andere Stellen der Blattanlage als der Rand zur Hervorbringung von blattartigen Sprossungen befähigt sind. Diese entspringen meist dem Blattgrund als Stipulae, zuweilen sind aber auch bestimmte Stellen der Blattfläche befähigt, Aussprossungen, die Stipellen zu bilden, wie bei *Thalictrum*, während sie bei *Phaseolus*, wie erwähnt, vielleicht als rudimentäre Seitenblättchen betrachtet werden können, und noch mehr gilt dies für die *Robinia*-Arten (z. B. *Pseud-Acacia*, *hispida*, *viscosa* u. a., wo sich Stipellen in Gestalt kleiner Zähnchen, je eines unterhalb des kurzen Stieles eines Fiederblättchens oder an der Rhachis zerstreut finden, sie sind gelegentlich zu Blättchen entwickelt. Sie entstehen nach den Fiederblättchen aus der Rhachis des Blattes selbst, wie ja rudimentäre Organe häufig auch verspätet angelegt werden.

5. Abgeleitete Blattformen. Der oben geschilderte Entwicklungsgang ist derjenige, wie er der Mehrzahl der Blätter zukommt. Bei vielen treten aber im Verlauf der Entwicklung Modificationen ein, von denen einige der wichtigsten hier noch hervorgehoben sein mögen.

Eine relativ unbedeutende Modification der gewöhnlichen Blattentwicklung ist diejenige, welche zur Bildung der »schildförmigen« Blätter führt, Blattformen irdischen Ausläufern, Zwiebeln und Knollen. Sie haben meist die Gestalt von Schuppen, die mit breiter Basis dem Stengel ansitzen, und sind vielfach als Schutzorgane ausgebildet, und als solche namentlich bei den Winterknospen unserer Holzgewächse von zäher, lederiger Consistenz. Es mag gleich bemerkt werden, dass zwischen »Niederblättern« und »Hochblättern«, d. h. den in der Blüthenstandsregion stehenden Blätter, die meist als Brakteen, Hüllblätter etc. ausgebildet sind, eine scharfe Grenze höchstens bezüglich der Stellung gezogen werden kann, die äusseren Gestaltungsverhältnisse beider aber stimmen meist überein, auch in den Stellungsverhältnissen findet übrigens oft ein direkter Uebergang von »Niederblättern« in Hochblätter statt. Die Blüthentrauben von *Prunus Padus* z. B. entstehen aus überwinternden Knospen. Das unterste Stützblatt dieser Inflorescenzen[1]) ist entweder ein Laubblatt, oder ein Blatt, das im Wesentlichen die Gestalt der obersten Knospenschuppen dieser Pflanze hat, d. h. (wie unten noch näher dargethan werden soll) auf einem sehr entwickelten Blattgrund eine verkümmerte Laminaranlage trägt. Die weiter nach oben folgenden Brakteen sind dann einfache, häutige Schuppen. Eine Grenze zwischen Hochblättern und Niederblättern existirt in dem angezogenen Falle also nicht und ähnliches kommt auch anderwärts vor. Gewöhnlich aber sind Hochblatt- und Niederblattregion der Sprossachse getrennt durch die Laubblattregion.

---

[1]) Vergl. Reinke, Morphol. Abhndl. pag. 78 ff.

Die Niederblätter sind nun[2]), in den meisten Fällen nichts Anderes als modificirte Laubblätter, und zwar entstehen sie aus den Laubblattanlagen entweder derart, dass die Blattspreite auf einem früheren oder späteren Stadium ihrer Entwicklung verkümmert, der Blattgrund dagegen sich zu der häutigen Schuppe entwickelt, oder es wird zur Bildung des Niederblattes die ganze Blattanlage, also das Primordialblatt vor seiner Sonderung in Blattspreite und Blattstiel verwandt. Eine andere Kategorie von Niederblättern und zwar ausschliesslich von Knospenschuppen wird von Nebenblättern gebildet[3]), deren zugehörige Blattspreite aber gewöhnlich schon auf einem frühen Entwicklungsstadium verkümmert. Vorhanden sein aber muss sie der Anlage nach immer, wie das aus den oben mitgetheilten entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen hervorgeht, und es ist demgemäss auch gelungen sie z. B. bei der Eiche nachzuweisen. Die (von der beschreibenden Botanik übersehenen) Laminaranlagen stehen als kleines, ungestieltes Spitzchen zwischen den zwei zu jeder Laminaranlage gehörigen Nebenblättern. Bei andern Pflanzen dagegen findet eine Verkümmerung von Laminaranlagen, deren Stipulae sich als Knospenschuppen ausbilden, nicht oder doch nur in viel geringerem Grade statt. So bei verschiedenen *Alnus*-Arten (*glutinosa, incana, pubescens* TAUSCH). Die Stipulae des untersten Laubblattes der Knospe sind hier nur wenig verändert und unterscheiden sich von denen der folgenden Blätter (die nicht als Knospenschuppen ausgebildet sind), nur durch ihre derbere Konsistenz und ihre längere Dauer, die zugehörige Laminaranlage aber ist völlig ausgebildet und gelangt auch meist zur Entfaltung: es fehlt somit nicht an Uebergangsstufen zu dem vorhin besprochenen Falle. — Durchaus nicht alle Pflanzen übrigens, deren Blätter mit Nebenblättern ausgerüstet sind, benützen dieselben zu Knospenschuppen. Die letzteren entstehen bei den *Prunus*-Arten z. B. aus dem Blattgrund, bei *Salix* sind die Knospen von einer Hülle umgeben, welche aus Verwachsung der Vorblätter der Knospe enstanden ist[1]. — Einige, ebenfalls nordische Winter ertragende Pflanzen wie *Juniperus*[2], *Viburnum Opulus*, *Rhamnus Frangula* endlich benutzen überhaupt keine eigens zu diesem Zwecke umgebildete Organe, sondern schützen ihre Knospen auf andere Weise, bei den erwähnten Laubbäumen hauptsächlich durch einen dichten, die Knospen überziehenden Filz. Dieser fehlt übrigens auch Knospen nicht, die ausserdem von Knospenschuppen geschützt sind. *Aesculus Hippocastanum* z. B. besitzt derbe, dazu noch mit einem klebrigen Stoffe überzogene (lackirte) Knospenschuppen. Die von ihnen umschlossenen Laubblätter, Inflorescenzen etc., sind aber zudem noch mit einem dichten Haarpelz überzogen, mit dem alle Zwischenräume in der Knospe ausgefüllt sind, und dessen Hauptnutzen wie bei den Haarbekleidungen der Thiere auch hier jedenfalls darin besteht, ein schlechter Wärmeleiter zu sein. — Wir finden bezüglich des Vorhandenseins oder Nichtvorhandenseins von Knospenschuppen übrigens innerhalb ein und derselben Gattung Differenzen, z. B. bei *Podocarpus*, eine Thatsache, die dadurch verständlich wird, dass die Knospenschuppen secundäre, erst im Verlauf der Entwicklung aus Umbildung von Laubblattorganen entstandene Gebilde sind. Vielleicht ist in dieser Beziehung bei manchen Bäumen, die aus europäischem Klima in ein wärmeres versetzt wurden, ein Rückschlag eingetreten, welcher dahin führt, dass die Bildung von Knospenschuppen unterbleibt. Unser europäischer Kirschbaum ist in Ceylon, wie A. de Candolle[3] anführt, ein immergrüner Baum geworden. Da immergrüne Gewächse keine Knospenschuppen zu besitzen pflegen[4], so wäre es interessant zu erfahren, wie sich die immergrünen Kirschbäume in dieser Beziehung verhalten.

---

[1]) Gelegentlich kommen Laubblätter als Stützblätter auch weiter oben in der Inflorescenz, als Stützblätter der 3., 4. etc. Blüthe vor, während die weiter unten stehenden Brakteen Hochblätter sind. Auch Uebergangsformen zwischen beiden finden sich. (Vergl. auch ROSSMANN, Phyllomorphose, pag. 29. Was dort als Verwachsung der Stipulae mit dem Blattgrund bezeichnet wird, beruht auf Förderung des Blattgrundes.)

[2]) GOEBEL, Beiträge zur Morphologie des Blattes, Bot. Zeit. 1880.

[3]) Vergl. auch DÖLL, Zur Erklärung der Laubknospen der Amentaceen, Beigabe zur rheinischen Flora 1848.

---

[1] Der Vorgang ist näher zu untersuchen. Vergl. Hofmeister, Allg. Morphol., pag. 507.

[2] Bei *Juniperus* und einigen andern Coniferen sind die im Herbste gebildeten Blätter nur durch ihre geringere Grösse von den im Sommer gebildeten unterschieden, ebenso bei *Lycopodium*: *Lyc. clavatum* zeigt dabei die Eigenthümlichkeit, dass Sprosse begrenzten Wachsthums besondere Winterknospen bilden, indem die kleinbleibenden Blätter auf einem besonderen Ringwulst emporgehoben werden, der als Scheide die Endknospe umgiebt. (Hegelmaier, Zur Morphol. der Gatt. Lycopod. Botan. Zeit. 1872.) Ganz ähnliche Knospenbildung, wobei die Knospenschuppen auf einer becherförmigen Wucherung der Achse stehend die Endknospe mit den Blattanlagen für das nächste Jahr umgiebt, findet sich übrigens bei *Abies excelsa* (vergl. Schacht, Beiträge zur Anatomie und Physiol. pag. 185 ff.)

[3] Géographie botanique raisonnée.

[4] Es kommen aber auch hier Differenzen innerhalb ein und derselben Gattung vor. *Pyrola secunda* z. B. besitzt Knospenschuppen, *P. chlorantha* nicht. Auch von den immergrünen Coniferen besitzen viele Knospenschuppen (*Abies*, *Pinus*-Arten). — Auf das Verhalten einiger Wasserpflanzen resp. Sumpfpflanzen mag hier noch hingewiesen werden. Es sind dies die, welche sog. »hibernacula« bilden, d. h. dicht von Blättern umhüllte Knospen, welche nach Absterben der übrigen Pflanze übrig bleiben und bei *Utricularia*, *Myriophyllum* etc. auf den Grund des Wassers sinken, bei *Drosera* von Torfmoos, in welchem die Pflanze zu wachsen pflegt, umwachsen werden. Diese Blätter sind gewöhnliche Laubblätter, die aber auf einer bestimmten Stufe der Entwicklung stehen bleiben und dicht zusammenschliessen. Sie unterscheiden sich aber von analogen Bildungen von *Juniperus*, *Lycopodium* etc. dadurch, dass sie sich im nächsten Jahre weiter entwickeln.

Die aus Umbildung von Laubblattanlagen entstandenen Knospenschuppen sind, wie erwähnt, entweder aus dem Primordialblatte, der Blattspreite oder dem Blattgrunde hervorgegangen. Ersteres ist vielfach der Fall bei den Monokotyledonen. Die Seitenknospen von *Glyceria spectabilis* z. B., deren Laubblattentwickelung oben besprochen wurde, sind umhüllt von einem, scheinbar ganz geschlossenen, oben aber mit einer engen Mündung versehenen Blattgebilde, das bei der Streckung der Knospe (die zu einem Ausläufer wird) dann später durchbrochen wird. Diese Niederblattbildung kam dadurch zu Stande, dass das ringförmige Primordialblatt statt sich in Stiel und Blattgrund zu gliedern, in seinem ganzen Umfang (es umfasst, wie erwähnt, ringförmig die Achse), gleichförmig auswuchs, und nun dachförmig die Knospe umhüllt. Es fehlt nicht an Uebergangsstufen von diesem Niederblatt zu den Laubblättern, die später sich entwickeln, Uebergangsstufen, die mit einer wenig entwickelten Blattspreite versehen sind. Bei manchen anderen Monokotyledonen stimmen die Niederblätter mit den Blattscheiden der Laubblätter in ihrem Aussehen überein, z. B. *Galanthus*, sie für spreitenlose Blattscheiden zu erklären, wäre aber nach dem Obigen ein ungenauer Ausdruck. Nicht damit zu verwechseln sind natürlich die Fälle, in denen die Schuppenblätter nichts anderes sind, als die Basaltheile von Laubblättern, deren Blattlamina abgefallen ist, was z. B. für die äusseren Schuppenblätter der Zwiebel von *Lilium bulbiferum* gilt[1]).

Bei den dikotylen Holzgewächsen beginnt die Umbildung zum Niederblatt erst auf einer späteren Entwickelungsstufe der Laubblattanlage, und dann wird entweder die Laminaranlage oder der Blattgrund zum Niederblatte ausgebildet, immer aber geschieht dies zu einer Zeit, wo der, nach dem Obigen erst später auftretende Blattstiel der Laubblattanlage noch nicht vorhanden ist.

Aus der Umbildung der Blattlamina gehen z. B. die Knospenschuppen von *Syringa vulgaris* hervor, ebenso bei einigen anderen Oleaceen (z. B. *Ligustrum* und *Forsythia*), während *Fraxinus* zu den Pflanzen gehört, welche die Knospenschuppen aus dem Blattgrund unter Verkümmerung der Blattspreite entwickeln. Dieser Fall mag an einigen Beispielen erläutert werden.

Betrachtet man im Frühjahr eine austreibende Knospe von *Acer Pseudoplatanus*, so findet man als unterste Knospenschuppen kleine, von breitem Grunde nach oben verschmälerte und mit einem kleinen schwarzen Spitzchen (L Fig. 53 7 A) endigende Gebilde. Die derb-lederartigen Schuppen werden von sehr schwach entwickelten Gefässbündeln durchzogen. Die weiter nach oben stehenden Knospenschuppen sind grösser, saftig und an ihrer Spitze findet man zuweilen eine kleine Blattlamina. Auch das schwarze Spitzchen der untersten Knospenschuppen erweist sich bei näherer Untersuchung (Fig. 53 7 B) als eine verkümmerte Blattlamina, die der Knospenschuppe aufsitzt. Vergleicht man die in der Figur 53 7) abgebildete Knospenschuppe mit einer jungen Laubblattanlage zur Zeit vor der Stielbildung, so springt die Uebereinstimmung der beiden Gebilde in die Augen. Die Knospenschuppe stellt den Blattgrund dar, der hier nur beträchtlich stärker entwickelt ist, als am Laubblatt, die Blattspreite verkümmert, sie hat schon zwei Seitenglieder angelegt, (deren Entwicklung am Laubblatt in basipetaler Folge vor sich geht); würde die Laubblattanlage sich zu einem Laubblatt weiter entwickeln, so ginge die Anlegung der Seitenglieder der Blattlamina noch weiter und zwischen Spreite und Blattgrund würde durch Verlängerung der oberen Partie des letzteren der Blattstiel eingeschoben. Der Uebergang von den

---

[1]) Vergl. Irmisch, Knollen- und Zwiebelgewächse pag. 82 ff.

Schuppenblättern zu den auf dieselben folgenden Laubblättern ist übrigens ein plötzlicher: auf das letzte grosse Schuppenblatt folgt direkt das erste Laubblatt.

Prunus Padus besitzt Blätter, die, wie dies in dem Verwandtschaftskreise der Rosaceen allgemein der Fall ist, mit Nebenblättern versehen sind. Diese sind hier aber nicht, wie irriger Weise behauptet wurde, an den Knospen zu Knospenschuppen ausgebildet, sondern die Knospenschuppen gehen auch hier aus dem Blattgrunde hervor. Interessant ist hier der allmähliche Uebergang von den äusseren kleinen Knospenschuppen (den Seitenknospen) zu den inneren, grösseren.

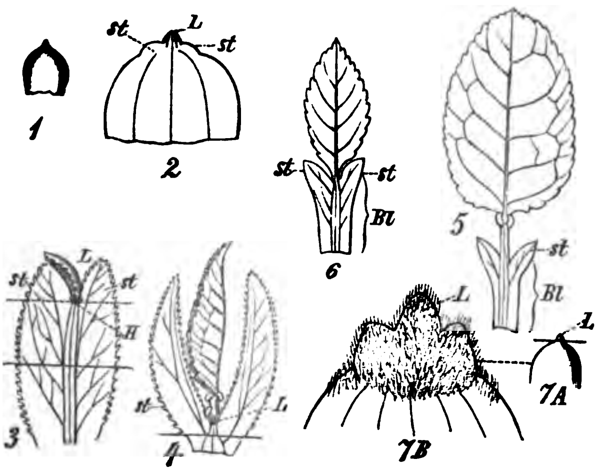


Fig. 53. (B. 374.)

1—6 *Prunus Padus.* 1 und 2 Knospenschuppen, 2 schwach vergrössert, L verkümmernde Anlage der Blattspreite. st Anlagen der Stipulae, die auf dem erweiterten, zur Schuppe entwickelten Blattgrunde sitzen. 3 Eine der obersten Schuppen einer sich entfaltenden Knospe, die drei Gefässbündel, welche den Blattgrund durchziehen, haben sich verzweigt. st Stipulae. 4 junges Laubblatt, 5, 6 Mittelstufen zwischen Laubblättern und Knospenschuppen (betr. der Entstehung derselben s. den Text). 7 Knospenschuppe von *Acer Pseudoplatanus.* L die verkümmernde Spreitenanlage bei A in nat. Grösse.

Die Mittellinie der Schuppen ist durchzogen von einem Strange gestreckter, cambiformähnlicher Zellen, der aber weder Gefässe noch Tracheiden enthält. Solche finden sich erst in den weiter oben stehenden Schuppen (z. B. Fig. 53 3) zuers sehr klein und in geringer Anzahl, später mehr entwickelt. Und zwar sind es jetzt drei Stränge, ein medianer und zwei seitliche (Fig. 53 2) welche die Schuppe durchziehen. Dieselbe endet wie die von *Acer* in ein Spitzchen (L), welches die verkümmerte Laminaranlage darstellt. Bei Schuppen, wie die in Fig. 53, 2, abgebildete, findet man rechts und links von dieser verkümmerten Spreitenanlage eine Einkerbung (s. Fig. 53 2) die erste Andeutung der Stipulae. Diese finden sich bei den untersten Knospenschuppen noch nicht: diese sind hervorgegangen aus der Umbildung von Laubblattanlagen, deren Blattgrund noch keine Nebenblätter angelegt hatte. Die weiter oben stehenden Blattanlagen dagegen erleiden die Umbildung erst auf einem späteren Stadium, wo die Stipulae schon angelegt, und mehr oder weniger weit entwickelt sind. Die Fig. 53, 3, stellt eine Knospenschuppe dar, bei welcher dies der Fall ist. Der Blattgrund, welcher die Knospenschuppe bildet, ist hier sehr entwickelt, von den drei ihn durchziehenden Gefässbündeln gehen Aeste in den erweiterten Blattgrund ab. Diese Aeste finden sich in dem sehr wenig entwickelten Blattgrund des Laubblattes nicht, eine Thatsache, die insofern von principiellem Interesse ist, als sie uns zeigt, dass das Auftreten von Gefässbündeln in morphologischen Fragen immer ein sekundäres Moment ist. Wo ein Organ sich etwas umfangreicher entwickelt, da treten auch die entsprechenden Gefässbündel in dasselbe ein, es wäre aber verfehlt von der Gefässbündelvertheilung aus, wie dies vielfach geschehen ist, Rückschlüsse auf die Natur des betreffenden Organs machen zu wollen. In der Fig. 53, 4, ist zum Vergleich mit den Knospenschuppen ein junges Laubblatt abgebildet, dessen Stiel noch kurz ist. Auch hier treten vom Stamm in den Blattgrund drei Gefässbündel ein, von denen jedes der beiden seitlichen einen Ast in die betreffende Stipula abgibt, durch den Querstrich ist die betreffende Stelle in der Knospenschupe angedeutet.

Bei solchen Holzgewächsen, welche Endknospen besitzen, ist der Uebergang von den Laubblättern zu den Niederblättern (den Knospenschuppen) gewöhnlich kein unvermittelter. Bei der Rosskastanie z. B. ist die Lamina des letzten, der beschuppten Knospe vorausgehenden Blattes oft auf ein Theilblättchen und die Rudimente von zwei anderen reducirt, ähnlich bei *Juglans regia*[1]), den *Acer*-Arten etc. Auch bei *Prunus Padus* sind bei den ersten Knospenschuppen die Laminaranlagen grösser, der Blattgrund kleiner als bei den folgenden. Ich erwähne hier den Umstand, weil er in gleicher Weise auch bei solchen Pflanzen vorkommt, die keine Knospenschuppen bilden, z. B. *Lycopodium*-Arten, *Juniperus*, *Araucaria*[2]). Auch hier sind die gegen das Ende der Vegetationsperiode hin gebildeten Blätter kleiner, und stimmen also insofern mit den Mittelformen zwischen Laubblättern und Knospenschuppen an den erwähnten Bäumen überein. Wir können uns vorstellen, dass ursprünglich alle Gewächse keine Knospenschuppen besassen, sondern nur verkümmerte oder kümmerliche Laubblätter bei abnehmender Vegetationskraft hervorbrachten, und dass durch sehr einfache Wachsthumsvorgänge aus diesen Verkümmerungsformen dann die Knospenschuppen entstanden.

Dass die Knospenschuppen aus Laubblattanlagen hervorgegangen sind, lässt sich nicht nur auf vergleichend-entwicklungsgeschichtlichem Wege, wie das oben geschehen ist, nachweisen, sondern auch experimentell. Man kann nämlich die sonst im gewöhnlichen Verlaufe der Entwicklung zu Knospenschuppen werdenden Laubblattanlagen veranlassen, wirklich zu Laubblättern zu werden. Es geschieht dies, wenn man die für das nächste Jahr nach ihrer Bildung zum Austreiben bestimmten Knospen nöthigt, schon in demselben Jahre auszutreiben und zwar zu einer Zeit, wo die Knospenschuppen noch in der Anlegung begriffen sind. Dieser Effekt wird erreicht, indem man einen jungen Spross entweder entgipfelt oder entlaubt. In beiden Fällen (betreffs der Einzelheiten vergl. a. a. O.) werden dadurch die Seitenknospen zum Austreiben veranlasst und entwickeln nun keine Schuppenblätter, sondern Laubblätter mit vollständig entwickelter, wohl ausgebildeter Blattspreite, Blattstiel und einem Blattgrunde, der ebenfalls vollständig mit dem der gewöhnlichen Laubblätter übereinstimmt. Es fehlt aber auch nicht an Mittelstufen zwischen Laub- und Niederblättern. Solche Mittelstufen sind in der Fig 53, 5 und 6, dargestellt. Fig. 6 zeichnet sich dadurch aus, dass es einen erweiterten Blattgrund mit klein gebliebenen Nebenblättern (st), keinen Blattstiel und eine zwar nicht sehr grosse, aber doch ganz normal ausgebildete Blattspreite trägt. Fig. 53, 5, dagegen nähert sich, wie ohne weitere Beschreibung erhellt, schon viel mehr einem normalen Laubblatt, von dem es nur durch die stärkere Entwicklung des Blattgrundes differirt. Diese beiden Blattbildungen wären bei ungestörter Vegetation zu kleinen Knospenschuppen, wie die in

---

[1]) Vergl. das Nähere a. a. O. pag. 775.

[2]) So auch bei *Isoëtes lacustris*. Bei den terrestrischen *Isoëtes*-Arten (*J. hystrix*, *Duriaei* finden sich echte Knospenschuppen, die gebildet werden aus dem verhärteten Scheidenteil (Blattgrund), während die Lamina verkümmert.

Fig. 53, 1, abgebildete, oben beschriebene, geworden. Sie sind veranlasst worden, sich zu Laubblättern zu entwickeln, zu einer Zeit, wo die Laubblattanlage schon begonnen hatte, sich zur Knospenschuppe durch Erweiterung des Blattgrundes auszubilden, ein Verhältniss, das, wenn einmal vorhanden, nicht mehr rückgängig gemacht werden kann, sondern durch die verstärkte Stoffzufuhr, welche das Austreiben der Knospe veranlasst, zunächst noch gesteigert wird. So ist es bei dem in Fig. 53, 6, abgebildeten Blatte, wo der Blattgrund ganz übereinstimmt mit der Knospenschuppe Fig. 53, 3, obwohl letztere eine der obersten Knospenschuppen einer normal austreibenden Knospe, letztere aber das unterste Blatt einer künstlich zum Austreiben veranlassten Knospe ist. Die Gestaltungsursachen dürfen wir wohl in beiden Fällen als dieselben betrachten. Die ersten Knospenschuppen werden schon sehr frühe angelegt, zu einer Zeit (Anfang April), wo die Reservestoffe der Hauptsache nach wohl als Material für die Wachsthumsvorgänge, welche beim Austreiben der im vorigen Jahre schon vollständig angelegten Knospen stattfinden, aufgebraucht sind. Die später entstandenen Knospenschuppen und die von ihnen umhüllten Laubblätter werden zu einer Zeit angelegt, wo die entfalteten Laubblätter des betreffenden Sprosses schon in Assimilationsthätigkeit gewesen sind. Selbstverständlich ist dieser Umstand nur ein Moment, der bei Untersuchung der hier stattfindenden Gestaltungsverhältnisse zu berücksichtigen ist, nicht aber eine Erklärung für dieselben. Was hier für *Prunus Padus* geschildert wurde, gilt auch für andere untersuchte Pflanzen, z. B. *Aesculus*, *Acer*, auch für die, deren Knospenschuppen aus Stipulis verkümmerter Laubblätter gebildet werden, wie *Quercus*, *Fagus*, u. a. Es finden übrigens betreffs der Zeit der Bildung der Knospenschuppen und der Laubblätter Differenzen bei den einzelnen Bäumen statt, welche noch eine genauere Untersuchung verdienen. Bei den meisten Bäumen, z. B. unseren Coniferen, *Prunus Padus* u. a. sind die im Laufe einer Vegetationsperiode entfalteten Blätter ausschliesslich solche, deren Anlagen in der Knospe schon vorhanden waren. Bei der Tanne z. B. bilden sich die Knospenschuppen noch während der Verlängerung des heurigen Triebes (Ende Mai oder Anfang Juni), die Bildung der Laubblätter dagegen beginnt erst dann, wenn das Längenwachsthum des Triebes beendigt ist. Es findet somit hier eine strenge Periodicität statt, die übrigens keineswegs bei allen Bäumen sich findet; manche nähern sich dem Verhalten der Kräuter, d. h. es werden Blätter noch in derselben Vegetationsperiode entfaltet, in der sie gebildet werden[1]).

Sind es bei den Knospenschuppen »innere« Ursachen, welche die Entstehung derselben aus Laubblattanlagen bewirken, so sind bei manchen Rhizomniederblättchen äussere Verhältnisse für die erwähnte Umwandlung massgebend. So z. B. bei den in die Erde eindringenden Stolonen von *Circaea*, die, wenn sie genöthigt werden, am Lichte zu wachsen, statt Niederblättern kleine Laubblätter bilden. In anderen Fällen dagegen bilden sich auch hier die Niederblätter aus »inneren« Ursachen aus, wenigstens entstehen sie, gleichviel ob der betreffende Spross am Lichte oder im Boden wächst, z. B. bei *Adoxa*.

Eine besondere Erwähnung verdienen hier noch diejenigen Coniferen, bei welchen der Hauptstamm nicht Niederblätter im Wechsel mit Laubblättern, sondern nur Niederblätter bildet. So ist es bei den *Pinus*-Arten. Nur in der ersten Jugend trägt die Hauptachse der Keimpflanze Laubblätter (»Nadeln«)

---

[1]) Vergl. über die Nadelhölzer, SCHACHT, Beitr. zur Anatomie u. Physiologie der Gewächse pag. 182.

später nur noch die häutigen Schuppen, in deren Achseln dann die blättertragenden Kurztriebe (Nadelbüschel) stehen. Dass die Schuppen auch hier umgewandelte Laubblätter sind, lässt sich schon aus anatomischen Daten folgern (s. a. a. O.) aber auch experimentell lässt sich zeigen, dass hier eine »reelle Metamorphose« vorliegt, und auch hier kann man durch geeignete Eingriffe Mittelformen zwischen Laub- und Schuppenblättern erhalten[1]).

Als Hochblätter werden die Brakteen und Vorblätter, die Involucral-Blätter von Blüthen und Blüthenständen, die Spelzen und Spreublätter, welche die Blüthen begleiten bezeichnet.[2]) Es wurde oben schon darauf hingewiesen, dass sie vielfach ganz mit den Niederblättern übereinstimmen, und wie diese betrachten wir sie als umgebildete Laubblattanlagen. Was die Bracteen betrifft, so sind dieselben häufig von den Laubblättern überhaupt nicht unterschieden, oder nur durch ihre einfachere Gliederung. Sie stimmen in letzterer Beziehung dann häufig überein mit den auf die Kotyledonen folgenden ersten Laubblättern, die ebenfalls von den folgenden Blättern sich durch ihre einfachere Gliederung unterscheiden. Wie bei den Niederblättern können wir auch bei den Hochblättern solche unterscheiden, die aus den Nebenblättern, deren Blattspreite verkümmert ist, bestehen (also analog den Knospenschuppen von Cupuliferen), solche die aus Umbildung der Blattlamina oder des Blattgrundes unter Verkümmerung der Blattlamina hervorgegangen sind und endlich solche, bei welchen die Umbildung der Laubblattanlage auf einem Stadium erfolgte, wo Blattgrund und Blattspreite noch nicht von einander differenzirt waren. Nicht selten finden sich Hochblätter der beiden letztgenannten Kategorieen an ein und derselben Pflanze von unten nach oben aufeinander folgend.

Hochblätter, welche von Nebenblättern, deren Blattspreite verkümmert ist, gebildet werden, finden sich z. B. an den Inflorescenzen von *Humulus Lupulus*. Die Blätter, in deren Achseln die weiblichen Blüthenkätzchen stehen, zeigen von oben nach unten eine allmähliche Abnahme der Blattspreite, bis dieselbe im oberen Inflorescenztheil so früh verkümmert, dass sie scheinbar gar nicht mehr vorhanden ist. Gelegentlich gelangt sie übrigens zur Entwicklung, und ihre Anlage ist stets zwischen den Nebenblättern nachzuweisen.

Als Beispiel für aus Spreitenbildung hervorgegangene Hochblätter seien die *Myriophyllum*-Arten genannt. Die Deckblätter unterscheiden sich hier von den Laubblättern im Grunde nur durch geringere Grösse; sie sind Hemmungsbildungen der ersteren.

Hochblätter der dritten Kategorie sind sehr häufig. Es wurden oben schon die unteren Deckblätter der Blüthentrauben von *Prunus Padus* genannt (an welchen man oft dieselben Uebergänge zu den Laubblättern wie bei den Knospenschuppen findet) ebenso die unteren Hochblätter von *Helleborus* u. a. Hierher gehören auch die Stützblätter in der Blüthenstandsregion vieler Umbelliferen z. B. *Laserpitium latifolium*. Der Blattgrund ist hier sehr stark entwickelt und trägt auf seinem Scheitel die verkümmerte Lamina meist in Form eines kleinen, schwarzen Spitzchens, ähnlich wie bei vielen Niederblättern. Aehnlich verhalten sich z. B. die Hüllblätter der Maiskolben, ferner die Sporophylle von *Lycopodium*: Bei einigen *Lycopodium*-Arten sind sie wirkliche Laubblätter

---

[1]) Bei *Pinus silvestris* und *Pinus Strobus* nachgewiesen. Man findet derartige Bildungen auch im Freien bei Bäumen, deren Gipfelknospen durch Insekten oder Frühlingsfröste beschädigt werden.

[2]) Vergl. die Definition bei A. BRAUN, Verjüngung. pag. 67.

(*L. Selago*) bei anderen (z. B. *L. clavatum*) unterscheiden sie sich von diesen durch ihre gelbliche Färbung und ihren scheidig erweiterten Blattgrund, ebenso wie dies bei den Deckschuppen der Coniferenzapfen der Fall ist. Es ist bei *Larix europaea* z. B. sehr leicht zu verfolgen wie von oben nach unten am Zapfen der Blattgrund scheidig erweitert, die Blattspreite aber reducirt wird, bis sie bei den obersten Deckschuppen nur noch als kleines Spitzchen erscheint. — In sehr vielen Fällen aber ist an den Hochblättern Blattgrund und Blattspreite nicht mehr auf die homologen Theile der vorhergehenden Laubblätter zurückzuführen. Die Umbildung ist vielmehr zu einer Zeit erfolgt, an welcher die betreffende Differenzirung am Primordialblatt noch nicht eingetreten war. So bei den oberen Hüllblättern von *Helleborus*, die oben erwähnt wurden (pag. 242), Hochblätter, die man irriger Weise als »Phyllodien« bezeichnet hat; ferner an denen von *Doronicum Pardalianches* (Fig. 52) und in vielen anderen Fällen. Auch von ihnen aber stellen wir den Satz auf, dass sie umgebildete Laubblattanlagen seien.

Dass dieselbe Anschauung auch auf die Blattgebilde der Blüthe anzuwenden sei, wurde schon in der Einleitung nachzuweisen versucht. Die Kelchblätter unterscheiden sich in sehr vielen Fällen von den ihnen vorangehenden Hochblättern nur in untergeordneten Punkten. Was die Kronblätter betrifft, so mag hier nur darauf aufmerksam gemacht sein, dass Blattorgane verschiedenster Art blumenblattähnliche Färbung und Form annehmen können. So bei der Gartentulpe die der Blüthe nächststehenden, von ihr aber oft durch Internodien von mehreren Centim. Länge getrennten Laubblätter. Bei den Marantaceen sind es Staubblätter, die unter Verkümmerung der Pollensäcke sich in Blumenblätter umwandeln, und denselben Vorgang kennen wir noch von anderen Fällen, z. B. manchen Clematideen, während er in gefüllten Blüthen sehr häufig ist. Bei manchen Labiaten (*Salvia splendens, Lavandula Stoechas*) haben Brakteen, bei manchen Aroïdeen andere als »Spatha« bezeichnete Hochblätter Blumenblattfärbung (z. B. *Richardia aethiopica*) sehr häufig trifft dieselbe die Kelchblätter z. B. (von den Monokotylen ganz abgesehen) bei den Clematideen. Kurz, es geht daraus hervor, dass uns die abweichende Färbung der Blumenkronenblätter ebensowenig wie ihre Form davon abhalten kann, auch sie als umgebildete Laubblattanlagen[1]) zu betrachten. Was die Sporophylle (Staub- und Fruchtblätter) betrifft, so genügt es auf das in der Einleitung über dieselben Gesagte zu verweisen. Eine ausführliche Darstellung wird im nächsten Abschnitte gegeben werden.

Kehren wir zu Nieder- und Hochblättern zurück, so sind dieselben also einerseits Hemmungsbildungen von Laubblättern, allein sie kommen nicht auf die Weise zu Stande, dass eine Laubblattanlage auf einem bestimmten Entwicklungsstadium einfach stehen bleibt, sondern auf dieses Stehenbleiben folgt nun gewöhnlich eine, von der gewöhnlichen Entwicklung abweichende Weiterentwicklung, sei es des Blattgrundes, des Ober- oder des Primordialblattes. Diese beiden Faktoren sind wohl auseinander zu halten, einerseits die Identität mit der Laubblattanlage bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium, und dann die Divergenz der Entwicklung von hier aus. Besonders deutlich tritt die letztere auch hervor bei den Mittelstufen zwischen Knospenschuppen und Laubblättern, die sich bei den oben erwähnten Versuchen ergeben haben.

Primärblätter. — Solche Hemmungsbildungen, deren von der normalen Entwicklung der Laubblätter divergente Weiterentwicklung aber oft einfach nur in einer

---

[1]) In phylogenetischem Sinne trifft dies dem Obigen zufolge nicht allgemein direkt zu (z. B. Marantaceen), wohl aber im ontogenetischen.

Vergrösserung der auf einer bestimmten Entwicklungsstufe stehen gebliebenen Blattanlage besteht, finden sich nun nach meiner Auffassung namentlich auch unter den Primärblättern, die in Folgendem besprochen werden sollen.

Es ist eine weitverbreitete, aber durchaus nicht allgemeine Erscheinung, dass die Keimpflanzen andere, und zwar meist einfachere Gestaltungsverhältnisse zeigen als die herangewachsene Pflanze. Es spricht sich dies namentlich in der Form der ersten Blätter (Primärblätter) aus: An solchen Pflanzen, deren Blätter verkümmern oder umgebildet sind, sehen wir bei den Keimpflanzen vielfach reicher gegliederte und vollständiger entwickelte Blattformen auftreten. Bei nicht wenigen Formen aber sind schon die ersten, auf die Kotyledonen folgenden Blätter metamorphe, speciell Niederblätter. So z. B. bei *Adoxa moschatellina*, *Arum maculatum* u. a. Bei letzterer Pflanze ist gewöhnlich erst das sechste Blatt der Keimpflanze ein Laubblatt, und es tritt im ersten Jahre der Keimung die Pflanze überhaupt nicht über den Boden.[1] Von den Kotyledonen können wir zunächst ganz absehen; bekanntlich unterscheiden sie sich von den folgenden Blättern meist dadurch, dass sie einfach, nicht gegliedert, und häufig nur als Reservestoffbehälter ausgebildet sind, während sie in anderen Fällen (z. B. *Tilia*) eine ähnliche Gliederung wie die Laubblätter zeigen. — Die auf die Kotyledonen folgenden Blätter bezeichnen wir, wenn sie von denen der erwachsenen Pflanzen abweichen im Gegensatz zu den letzteren, den »Folgeblättern« als »Primärblätter«.[2]

Ich schildere im Folgenden eine Anzahl der wichtigsten hierhergehörigen Erscheinungen[3] aus den verschiedenen Klassen, um dann die Frage zu untersuchen, inwieweit gemeinsame Erscheinungen hier sich nachweisen lassen und speciell inwieweit dieselben etwa phylogenetisch verwerthbar sind.

1. Von besonderem Interesse sind die Keimungserscheinungen der Lebermoose.[3] Der Marchantieen-Thallus unterscheidet sich von dem der thallosen Lebermoose einerseits durch seinen complicirteren anatomischen Bau, vor allem seine eigenthümliche von Athemöffnungen durchbohrte Epidermis und durch die breiten Schuppen, die in zwei Reihen auf der Thallusunterseite stehen. Statt ihrer finden wir bei den thallosen Jungermannien Keulenpapillen, welche Schleim absondern. Geradeso verhält sich auch die *Marchantia*-Keimpflanze. Sie besitzt keine Epidermis auf der Oberseite, keine Schuppen auf der Unterseite, sondern statt der letzteren keulenartige, ein- oder mehrzellige Papillen. Auch die foliosen Lebermoose gewinnen erst allmählich ihre definitive Form (vergl. a. a. O. pag. 359). Es treten an der Keimpflanze zunächst nur die beiden seitlichen Blattreihen auf, auch diese zuerst sehr einfach als kurze Zellreihen, erst später gewinnen die Seitenblätter die definitive Form, ohne übrigens Anfangs die charakteristische Zweitheilung zu zeigen, welche den Blättern dieser Pflanzen, wenigstens der Anlage nach zukommt. Die ventrale Blattreihe, die der Amphigastrien tritt erst nach der seitlichen auf. Da wir nun Uebergangsformen von thallosen zu foliosen Jungermannieen kennen, wie *Blasia* und *Fossombronia* die

---

[1] Ueber die Keimung von *Arum maculatum* vergl. Irmisch, Morphol. Beobachtungen an einigen Gewächsen aus den nat. Familien der Melanthaceen, Irideen und Aroïdeen (Sep.-Abdr. aus dem 1. Bd. d. Abhdl. der nat. Ver. für Sachsen u. Thüringen in Halle. pag. 15.

[2] Theilweise (auch oben, pag. 124 und 125) als Primordialblätter bezeichnet, was aber zu Verwechslungen mit dem »Primordialblatt« bei der Einzelentwicklung des Blattes führen könnte.

[3] Und zwar ohne Beschränkung auf die Besprechung der Blattbildung allein.

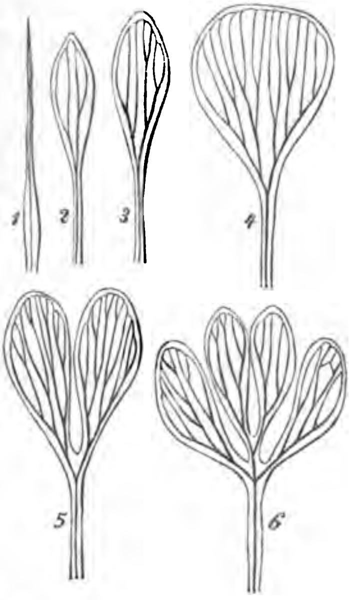
[4] Vergl. die Darstellung derselben in meiner Bearbeitung der Muscineen, Bd. II. dies. Handbuchs.

nur seitliche Blattreihen haben (über deren Insertion s. a. a. O.) statt der Amphigastrien aber auf ihrer Ventralseite Keulenpapillen wie die thallosen Lebermoose oder kleine Schüppchen, so sind wir, wie ich glaube, berechtigt zu sagen, dass hier in der That der Keimungsprozess die Phylogenie dieser Pflanzen wiederholt, d. h. dass die seitlichen Blattreihen (was schon Leitgeb betont hat), phylogenetisch älter sind, als die Amphigastrien, wie sie denn auch bei der Keimung zuerst auftreten; ferner, dass die einfachen Blattformen der Keimpflanzen dieser foliosen Lebermoose in ihrer Organisation denen nahestehen, welche einfachere Formen wie *Fossombronia* zeitlebens besitzen. Für die Marchantieen ergiebt sich eine analoge Schlussfolgerung von selbst. Dass sie von Formen abstammen, welche thallosen Jungermannien sehr ähnlich waren, ist mir kaum zweifelhaft.

2. Aehnliche Erscheinungen treffen wir auch bei Laubmoosen. Die erstgebildeten Blätter sind hier einfacher gebaut, als die folgenden, kleiner und ohne Mittelnerv, auch wo ein solcher in relativ hoher Ausbildung hei den folgenden Blättern vorhanden ist. Besonders auffallend aber ist diese Erscheinung, auf die ich bereits früher hingewiesen habe (a. a. O. pag. 388) bei solchen Moosen, deren Blätter »abgeleitet« d. h. im Laufe der Entwicklung verändert, anders geformt als die der übrigen sind. Solche Blattformen besitzen z. B. *Fissidens*, *Polytrichum*, *Leucobryum*, *Sphagnum*. Die beiden letzteren sind an feuchte Lokalitäten angepasst und besitzen eine merkwürdige Blattstructur, vor Allem inhaltslose, mit durchlöcherten Membranen versehene Zellen, die als Capillarapparate wirken, wie die Poren eines Schwammes. *Fissidens* zeichnet sich aus durch einen sonderbaren, flügelförmigen Auswuchs des Blattnerven, der scheinbar das ganze Blatt darstellt, *Polytrichum* durch die mächtige Entwicklung des Mittelnerven, welcher mit Lamellen von chlorophyllhaltigem Gewebe besetzt ist (vergl. Fig. 37). Alle diese Moose nun haben das Gemeinsame, dass die ersten Blätter der Keimpflanze diese Differenzirungserscheinungen noch nicht zeigen, vielmehr übereinstimmen mit dem Baue gewöhnlicher Moosblätter, deren Blattzellen (abgesehen vom Rande und dem Mittelnerven mancher Formen) ausschliesslich der Assimilation dienen. Dass jene Moosformen mit eigenartiger Blattausbildung abstammen von solchen mit gewöhnlichen Blättern ist aber auch hier eine wohl kaum zu umgehende Annahme.

3. Bei den Gefässkryptogamen, speciell den Farnen, tritt die besprochene Erscheinung sehr regelmässig, und in grosser Mannigfaltigkeit auf. Am übersichtlichsten und für unsere Darstellung am klarsten findet sie sich bei *Marsilia*, deren Primärblätter Hanstein und A. Braun geschildert haben, ohne übrigens auf deren Verhältniss zu den Folgeblättern einzugehen. Die Fig. 54, 1—6, stellt die an einer Keimpflanze von *Marsilia Ernesti* successive aufgetretenen Blätter dar. In Fig. 54, 1, ist das erste Blatt (der Kotyledon), von pfriemenförmiger Gestalt, nur von einem Nerven durchzogen. Die folgenden Blätter erweitern sich allmählich in ihrem apikalen Theil zu einer ovalen Lamina, welche in Fig. 54, 5, zweigetheilt erscheint, während in Fig. 54, 6, zwischen den zwei seitlichen Zipfeln noch zwei mittlere hervortreten. Die Folgeblätter unterscheiden sich von Fig. 54, 6, nur dadurch, dass die vier Theilblättchen in ihrer Insertionsstelle einander mehr genähert sind und scheinbar von einem Punkte ausstrahlen.

Die Entwicklungsgeschichte eines solchen Folgeblattes zeigt, dass dasselbe anfänglich kegelförmige Gestalt hat. Dann wird die Spitze des Blattes durch das Wachsthum der Randzellen dreieckig, dann dreilappig: es sprossen unterhalb des Endtheiles des Blattes die Anlagen zweier Theilblättchen hervor, und derselbe Vorgang wiederholt sich an dem ersteren, so dass die vier Theilblättchen des Blattes in ähnlicher Weise angelegt werden, wie die der anderen Farne (Polypodiaceen etc.) Die Entwicklungsgeschichte der Primärblätter ist nicht bekannt, Hanstein giebt von denselben nur an, dass im Unterschied von den Folgeblättern hier die Spreite zuerst angelegt werde, der Stiel erst nachfolge, eine nicht sehr schwerwiegende Differenz. Die Formentwicklung der Primärblattspreite aber erfolgt, wie ich vermuthe, in derselben Weise, wie bei den Folgeblättern. Fig. 54, 1, würde dem ersten Stadium der Blattanlage, 2—3 dem entsprechen, auf welchem sich die Spreite zu verbreitern beginnt. Fig. 54, 5, wäre eine Folgeblatt-Anlage nach Anlage zweier Seitenblättchen, wobei aber der Endtheil des Blattes nicht mehr zu erkennen ist; gelegentlich kommen dreitheilige Primordialblätter vor, hier wäre dann der Mitteltheil des Blattes entwickelt, in Fig. 6 aber wären alle Theilblättchen angelegt, nur anders gestellt als bei den Folgeblättern. Eine derartige Auffassung, welche durch die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte der Primordialblätter ihre Bestätigung oder Widerlegung finden muss, scheint mir wahrscheinlicher, als die A. Braun's, welcher sich das *Marsilia*-Blatt als durch doppelte Zweitheilung zu Stande gekommen denkt (a. a. O. pag. 688), eine Auffassung, die wie ich glaube in der Entwicklungsgeschichte keine Stütze findet.



(B. 375.) Fig. 54.
Primärblätter von *Marsilia Ernesti*, nach A. Braun (nach der Altersfolge nummerirt).

Die Zahl der »Primärblätter« hängt, wie A. Braun in seiner zweiten Mittheilung[1]) angiebt, mit der Tiefe des Wassers, in welcher die Keimung stattfindet, zusammen; in tiefem Wasser bilden sich mehr Primärblätter, also ein Fall ähnlich wie der unten zu schildernde von *Sagittaria*, wo ich ebenfalls nachgewiesen habe, dass die Primärblätter als Hemmungsbildungen der Laubblätter betrachtet werden können und als solche betrachte ich auch die *Marsilia*-Primordialblätter.

Auch bei den homosporen Farnen findet gewöhnlich ein ganz allmählicher Uebergang von den kleinen, ungegliederten Primärblättern zu den Folgeblättern statt. So z. B. bei *Ceratopteris thalictroïdes*[3]). Das erste Blatt (Kotyledon) ist nur wenige Millim. lang, spatelförmig und in den kurzen Stiel allmählich verschmälert; es wird nur von einem ungetheilten Gefässbündel durchzogen. Das zweite Blatt ist etwas grösser und besitzt einen gegabelten Nerven, sonst stimmt es mit dem ersten überein. Die folgenden Blätter nehmen immer mehr an Umfang zu, erhalten gerundet rhombische Form, reicher verzweigte Blattnerven und eine schärfere Trennung von Stiel und Spreite. Beim fünften Blatte treten die ersten Andeutungen von Fiederung auf in Form seichter Einbuchtungen am oberen Theil des Blattes. Diese Einbuchtungen werden bei den folgenden Blättern rasch tiefer und nehmen von unten nach oben an Zahl zu, bis dann allmählich die definitive Blattform erreicht ist, bei welcher die primäre Blattspreite nur noch als stielartige »Spindel« der Seitenblättchen erscheint.

---

[1]) Nachträgliche Mittheilungen über die Gattungen *Marsilia* und *Pilularia*. Monatsber. der Berl. Akad. Aug. 1872.

[2]) An mehreren *Marsilia*-Arten (z. B. *M. elata*) habe ich übrigens gabelige Verzweigung der Theilblättchen gelegentlich gefunden.

[3]) L. Kny, Die Entwicklung der Parkeriaceen, dargestellt an *Ceratopteris thalictroïdes*. Nova acta Acad. Leop. Carol. Bd. 37, pag. 42.

4. Auch die Coniferen bieten interessante Beispiele für das besprochene Verhalten. So ist von den *Pinus*-Arten bekannt, und auch oben schon erwähnt, dass der Hauptstamm und seine Aeste nur Schuppenblätter besitzen, in deren Achsel dann die beblätterten Kurztriebe sitzen. Die Keimpflanze dagegen besitzt gewöhnliche, in Nadelform ausgebildete Laubblätter, und zwar bei *Pinus silvestris*[1]), im ersten Jahre nur solche. Im zweiten Jahre stehen an der Basis der austreibenden Knospe noch Laubblätter, die aber weiter gegen oben hin allmählich in Schuppen übergehen, die dann in ihrer Achsel die bekannten zweiblättrigen Kurztriebe tragen. Dass die Kiefer von Formen abstammt, welche an ihrem Hauptstamm durchgehends (mit Ausnahme der letzten, die Winterknospen einhüllenden Blattbildungen) Laubblätter besass, wie z. B. die *Abies*-Arten, scheint mir unzweifelhaft, um so mehr als man künstlich statt der Schuppen Laubblätter auch an älteren Stammtheilen produciren kann, was sowohl bei *P. silvestris*, als bei *P. Strobus* (den einzigen von mir darauf untersuchten Arten) gelang. Dass die Achselknospen der verkümmerten Laubblätter (der Schuppen) schon in demselben Jahre, in dem sie angelegt werden, auch ihre Blätter enfalten, das ist eine direkte Folge der Verkümmerung der Laubblätter des Hauptstammes. Eine solche Verkümmerung wirkt ähnlich wie ein Abschneiden der Laubblätter, was, wie oben erwähnt wurde, ein Austreiben der Achselknospen zur Folge hat. Aehnlich finden wir z. B. bei *Berberis* in der Achsel der zu Dornen werdenden Laubblätter in demselben Jahre einen beblätterten Trieb auftreten. Ganz ähnlich wie *Pinus* verhält sich bei der Keimung auch *Sciadopitys*, welche später statt der Kurztriebe die eigenthümlichen Doppelnadeln trägt, (vergl. pag. 216 und die dort angeführte Literatur). An der Keimpflanze folgen auf die beiden lineal-lanzettförmigen Kotyledonen die dem ersten (sehr verkürzten) Jahrestriebe angehörenden Laubblätter. Diese aber sind einfach, mit ungetheilter Spitze und einfachem Gefässbündel. Schon der nächste Jahrestrieb lässt seine Blätter (wie *Pinus*) zu Schuppen verkümmern und entwickelt in deren Achseln (in seinem oberen Theile) die Doppelnadeln mit ausgerandeter Spitze und zwei Gefässbündeln.

Von den übrigen Coniferen mit abstehenden Nadeln weichen die *Thuja*-, *Biota*- und manche *Juniperus*-Arten auffallend ab dadurch, dass sie kleine, aber desto zahlreichere der Astoberfläche dicht anliegende, schuppenförmige, flache Blätter besitzen. Diese treten aber auch erst im Verlaufe der Entwicklung auf. Die Keimpflanzen besitzen abstehende Nadeln, ganz ähnlich wie z. B. *Juniperus communis* sie zeitlebens hat. Wenn man von der Keimpflanze in diesem Stadium Ableger macht, so behalten dieselben die Jugend-Blattform bei, und wachsen zu Bäumen heran, denen man die Zusammengehörigkeit mit *Thuja*- und *Cupressus*-Arten nicht mehr ansehen würde. Sie werden in den Gärten unter dem Namen

---

[1]) Vergl. z. B. Hartig, Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen, pag. 55. — Die *Pinus*-Arten verhalten sich übrigens in dieser Beziehung verschieden. Bei der Pinie z. B. trägt die Hauptachse an den fünf oder mehr als fünf ersten Jahrgängen einfache Nadeln und ebenso wie die Hauptachse verhalten sich auch die den betreffenden Jahrestrieben entspringenden Seitensprosse.

Retinispora cultivirt. Dass auch hier die Jugendblattform übereinstimmt mit der definitiven Blattform der muthmasslichen Vorfahren, braucht wohl kaum betont zu werden, um so mehr, als bei *Juniperus* manche Arten, z. B. *Jun. communis* zeitlebens nadelförmige, abstehende Nadeln besitzen, und auch bei den später mit anliegenden, schuppenförmigen Blättern versehenen nicht selten einzelne Zweige die Jugendblattform produciren, also in die ursprünglichen Blattform zurückschlagen. Auch finden sich Mittelformen zwischen den beiden Blattarten, welche man namentlich an den Keimpflanzen verfolgen kann.

Die *Phyllocladus*-Arten[1]) zeichnen sich aus durch blattähnlich ausgebildete Zweige (Cladodien), welche in den Achseln schuppenförmiger, kleiner, bald vertrocknender und braun werdender Blätter stehen, die aber ursprünglich noch grün sind (eine Mittelstufe zwischen dem gewöhnlichen Verhalten und dem von *Pinus*, wo die Blätter am Hauptstamm gleich anfangs als braune Schuppen auftreten), also auch nichts anderes als umgebildete Laubblattanlagen sind. Die ersten Blätter der ersten Jahrestriebe der Keimpflanze und dann auch wieder ein Theil der im zweiten Jahre entwickelten dagegen sind flache, grüne Nadeln. Am Ende der Triebe sind sie viel kürzer, schon am dritten Jahrestrieb aber den schuppenartigen Blättern älterer Exemplare viel ähnlicher, gehen also allmählich in diese über. Auch die Cladodien gewinnen erst allmählich ihre auffallend blattähnliche Gestalt, gehen übrigens an ihrer Spitze gelegentlich wieder in cylindrische, mit spiralig gestellten Blättern besetzte Zweige über.

5. Bei vielen Angiospermen liegt die Frage nach der Bedeutung der Jugendform der Blätter weniger einfach. Bei einer Anzahl von Pflanzen, die im fertigen Zustande von ihren Verwandten sehr abweichen, in ihrer Jugendform dagegen mit denselben übereinstimmen, werden wir allerdings geneigt sein, bei den Keimungserscheinungen eine Wiederholung der Ontogenie in der Phylogenie anzunehmen. Einige Beispiele mögen das erläutern. Eines der auffallendsten wurde oben schon erwähnt, das der neuholländischen Acacien, welche als definitive Blattform Phyllodien besitzen, während die Keimpflanze zuerst doppelt gefiederte Blätter mit rundlichem Blattstiel besitzt, der dann allmählich Phyllodienform annimmt, während die Spreite verkümmert. Auf andere Weise wird derselbe Zweck, die Bildung auf beiden Seiten gleichgebauter Blattgebilde erreicht bei einer andern australischen Pflanze, bei welcher die Differenz zwischen den Jugendblättern und den späterhin auftretenden deshalb eine sehr auffallende ist, weil die Folgeblätter erst spät auftreten. Es sind dies die *Eucalyptus*-Arten, speciell der uns am besten bekannte, in Süd-Europa vielfach kultivierte und eine Zeitlang als Universal-Panacee gepriesene *Eucalyptus Globulus*. Die junge Pflanze trägt auf ihren vierkantigen Zweigen ovale, dekussirt stehende, sitzende Blätter, die wie gewöhnlich dorsiventral gebaut sind. Erst wenn die Pflanze eine Höhe von 5—6 Meter erreicht hat (was natürlich sehr variiren kann), entwickelt sie an rundlichen Zweigen zerstreut stehende, messerförmige, hängende und sich in die Vertikalebene stellende Blätter, deren beide Seiten gleich gebaut sind, wie sie ja auch dieselbe Stellung am Lichte haben. Zwischenformen zwischen beiden Blattformen sind übrigens in der Uebergangsregion nicht selten.

Die Rankenpflanzen deren Keimung mir bekannt ist, entwickeln Primärblätter, welche keine Ranken besitzen. Das Ende der Blattlamina von *Cobaea scandens*, welches bei älteren Pflanzen zu der ausserordentlich schönen Ranke entwickelt ist, ist bei den Primärblättern in Form eines breiten Endblättchens entwickelt.[1] Besonders bemerkenswerth ist bei den Ranken von *Cobaea* ihre Verzweigung, die sich an dem vegetativen Blatttheile, aus dem sie entstanden sind, nicht findet. Es ist dies ein Beispiel für die Weiterbildung eines abgeleiteten Organes, die einzelnen Rankenzweige können also nicht als metamorphosirte Blatttheile bezeichnet werden, sondern sind Neubildungen. Es mag auf diesen Gesichtspunkt hier aufmerksam gemacht sein, da er auch auf analoge Organe Anwendung findet.

---

[1]) H. Th. Geyler, einige Bemerkungen üb. *Phyllocladus*. Abh. er Senckenb. Gesellschaft. Bd. XII.

Auch die rankentragenden Papilionaceen sind in der Jugend rankenlos. Als ein auch sonst merkwürdiges Beispiel sei *Lathyrus Aphaca* erwähnt, dessen eigenthümliche Stipularausbildung oben schon berührt wurde. Die ganze Blattlamina hat sich hier zur Ranke umgebildet. An den Keimpflanzen erscheinen nach den (hypogaeischen) Cotyledonen zuerst einige der einfachen Primärblätter, wie sie bei Papilionaceen sehr verbreitet sind: zuerst gewöhnlich eine nicht, oder nur andeutungsweise gegliederte, dann mehrere dreispitzige grüne Schuppen, die mittlere Spitze entspricht der Blattlamina, die beiden seitlichen den Nebenblättern. Darauf folgen Laubblätter mit je zwei Fiederblättchen und unsymmetrischen Nebenblättern. Die folgenden Blätter lassen die Blattlamina verkümmern, sie erscheint als kleines Spitzchen zwischen den bedeutend vergrösserten und symmetrisch gewordenen Nebenblättern. Dann erst folgen Blätter, deren Lamina zur Ranke umgebildet ist. Sind nun jene rudimentären Gebilde nach den Laubblättern rudimentäre Laubblätter oder rudimentäre Ranken? Dass *Lathyrus Aphaca* ursprünglich gefiederte Laubblätter, wie die meisten anderen Lathyrusarten besessen hat, ist mit grosser Wahrscheinlichkeit anzunehmen, besonders da solche Laubblätter bei der Keimung noch auftreten. Die auf diese Primärblätter folgenden rudimentären, nicht als Ranken ausgebildeten Blätter bieten einige Schwierigkeit. Ich glaube aber, das Vorkommen derselben wird verständlich durch die Annahme, dass das Rudimentärwerden der Blätter (welches die Vergrösserung der Nebenblätter zur direkten Folge hatte) erst eintrat, nachdem *Lathyrus Aphaca* schon eine Rankenpflanze geworden war. Jene auf die Primärblätter folgenden verkümmerten Blätter wären dann also die Rudimente nicht rankentragender Blätter, ähnlich, wie sie an den Keimpflanzen anderer rankentragender Papilionaceen auftreten. Denken wir uns z. B. bei der Erbse die Fiederblättchen verkümmert, die Blattspindel reducirt, so werden statt der oberen Blätter einfache Ranken, statt der auf die Primärblätter folgenden nicht rankentragenden nur Rudimente (wie bei *Lathyrus Aphaca)* vorhanden sein.

Die Keimpflanze von *Lathyrus Nissolia,* einer mit rankenlosen, einfachen, ungegliederten Blättern versehenen Art, zeigt nicht, wie *Lathyrus Aphaca* auch nach den ersten schuppenförmigen Primärblättern gefiederte Laubblätter, sondern die ersten derselben sind schon lineallanzettlich und ungefiedert, mit rudimentären Nebenblättern versehen[2]. Für DARWIN's Hypothese (Kletterpflanzen pag. 154), wonach diese Art von einer ursprünglich windenden Pflanze abstammen soll, welche dann zum Blattkletterer wurde, dann die Verzweigung der Ranken einbüsste, schliesslich auch deren Rotationsvermögen und Reizbarkeit, worauf die Ranke wieder blattartig wurde, scheinen mir derzeit keinerlei positive Anhaltspunkte vorzuliegen (Darwin nimmt sogar noch eine zweimalige Veränderung in der Ausbildung der Nebenblätter an). Die Gattung *Orobus* (zu welcher *Lathyrus Nissolia* und *L. Aphaca* mehrfach gestellt werden) besitzt eine ganze Anzahl nicht mit Ranken versehener Pflanzen, z. B. *Orobus vernus, tuberosus* u. a., von welchen *Lathyrus* (resp. *Orobus*) *Nissolia* in derselben Weise abweicht, wie *Ranunculus Lingua* von anderen Ranunculusarten mit gegliederten Blättern. Es scheint daher nicht geboten, den *L. Nissolia* von einer Rankenpflanze abzuleiten.

---

[1] Vergl. DE CANDOLLE, Organographie, pl. 54, fig. 2.

[2] IRMISCH, Bemerkungen über einige Pflanzen der deutschen Flora. Flora 1855, pag. 628 ff. Vergl. dort auch die eigenthümlichen Verhältnisse von *Lathyrus Ochrus,* die ich aber anders auffasse, als IRMISCH. Die ersten Laubblätter sind ungetheilt, lanzettlich, dann treten welche mit Einschnitten an der Spitze (Andeutung von Verzweigung) auf. Die Folgenden haben an der Spitze eine kurze Ranke, dann solche mit drei Ranken, die seitlichen (aus Umwandlung von Fiederblättchen hervorgegangen) werden bei höher stehenden Blättern wieder durch Fiederblättchen ersetzt. Die breite Fläche kann aber, vielleicht auch nicht, als Blattstiel, sondern als

Dagegen erscheint es wahrscheinlich, dass die letzteren von Pflanzen abstammen, deren Blätter zwar zum Klettern benützt wurden, aber ihre Funktion und Form als Assimilationsorgane noch nicht eingebüsst hatten. Derartige Pflanzen, welche mit nicht modificirten Blättern klettern, kennen wir ja eine ganze Anzahl. So z. B. *Clematis Viticella, Tropaeolum*-Arten mit für Berührung empfindlichen und zum Klettern benützten Blattstielen. Das Beispiel von *Corydalis claviculata* (vergl. Darwin a. a. O. pag. 93) wurde oben schon berührt: der Uebergang von einem Blattkletterer zu einem Rankenkletterer wird hier im Verlauf der Entwicklung ein und derselben Pflanze vollzogen.

Dasselbe wie für die mit Phyllodien und die mit Blattranken versehenen Pflanzen gilt auch für diejenigen, deren Sprosse blattähnlich verbreitert, als »Phyllocladien« ausgebildet sind[1]). Einige Beispiele mögen dies darthun.

Carmichaelia australis ist in der Jugend eine typische Leguminose, mit zwei elliptischen Cotyledonen und bis zu fünf zusammengesetzten, dreizähligen, resp. gefiederten Laubblättern. An den ganz flach werdenden Stengeln dagegen erscheinen dann »an Stelle der Laubblätter« (d. h. nach meiner Auffassung als Umwandlungs- resp. Hemmungsprodukte derselben) nur kleine Schuppen; die Funktion der Blätter wird übernommen von den blattähnlich gewordenen Sprossachsen.

Aehnlich *Bossiaea rufa*. Die Hauptachse der Keimpflanze besitzt eine Anzahl gestielter, ovaler Blätter und ist nicht verbreitert, sie verkümmert später, während aus den Achseln der Cotyledonen und unterhalb derselben Zweige hervortreten, welche allmählich zu Phyllocladien sich ausbilden. An diesen flachen Sprossen sind von den Blättern nur die kleinen, spitzen Stipulae übrig, deren Spreitenanlage verkümmert ist (die Angabe Hildebrand's »von den Blattspreiten ist nichts vorhanden«, ist sicher irrig). Andere *Bossiaea*-Arten besitzen übrigens flache Zweige mit wohlausgebildeten Blättern (*B. heterophylla*) oder, wie *B. microphylla*, cylindrische Zweige mit zahlreichen Laubblättern (Askenasy a. a. O. pag. 4) es finden sich also in einer Gattung alle Uebergangsstufen.

Auch *Colletia spinosa*, deren Dornsprosse späterhin nur hinfällige Blätter tragen, besitzt an der Keimpflanze Laubblätter, ebenso *Ulex europaeus*, wo sie im erwachsenen Zustand in Dornen verwandelt sind. Die Keimpflanze besitzt (von den ersten Primärblättern abgesehen) dreizählige Laubblätter wie andere Genisteen. An den höher stehenden Blättern werden die seitlichen Theilblättchen immer schmäler und kommen zuletzt gar nicht mehr zur Ausbildung. Das einfach lineal gewordene Blatt aber gestaltet sich allmählich zum Dorne um; auch aus den Zweigen entwickeln sich Dorne.

Andere hierhergehörige Pflanzen, wie z. B. die Polygonee *Mühlenbeckia platyclada* dürften sich bei der Keimung ähnlich verhalten: wenigstens treten an den Stecklingen Zweige auf, deren

---

Blattspreite aufgefasst werden. Es fehlt hier wie in anderen Fällen an vergleichenden Untersuchungen über die Formentwicklung bei der Keimung eines grösseren Verwandtschaftskreises.

[1]) Askenasy, Botan. morphol. Studien. 1872. pag. 5. — Hildebrand, Ueber die Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter von ihren Verwandten abweichen. Flora. 1875. Nr. 20 u. 21.

Stengel nur wenig verbreitert ist und pfeilförmige Blätter trägt. Von diesen Sprossen aus finden sich dann alle Uebergänge zu den verbreiterten Stengeln mit rudimentären Blättern.

Auch die »schildförmigen« Blätter wurden oben als abgeleitete bezeichnet und darauf hingewiesen, dass bei der Keimung, wie es scheint, häufig die gewöhnliche, nicht schildförmige Blattform auftritt, z. B. bei *Hydrocotyle vulgaris*. Allgemein gilt dies freilich durchaus nicht: bei *Tropaeolum majus* sind schon die ersten, auf die Kotyledonen folgenden Blätter schildförmig, wenngleich nicht so stark wie die folgenden, und bei *Umbilicus (Cotyledon) horizontalis* Guss. sind sogar schon die Cotyledonen schildförmig[1]).

Auch die abgeleiteten (metamorphen) Blätter der insektivoren Pflanzen pflegen nicht gleich bei der Keimung aufzutreten. An den Jugendblättern von *Drosera rotundifolia*[2]) z. B. fehlen ganz die auf der Blattoberseite stehenden gestielten Drüsen (Tentakeln), nur die randständigen sind vorhanden, sie können als umgewandelte Blattzähne oder Theilblättchen aufgefasst werden, wie sie so häufig vorkommen. Auf dem zweiten Blatte erscheint auch auf der Oberseite eine Anzahl (2—4) Tentakeln, bis sie dann allmählich, unter gleichzeitiger Vermehrung der Zahl der randständigen bei den folgenden Blättern die ganze Blattoberseite bedecken. — Es stimmen also die Primärblätter von *Drosera* z. B. mit denen von *Dionaea* darin überein, dass sie nur randständige (bei *Drosera* zu Tentakeln umgewandelte) Blattzähne besitzen, in welchen wir vielleicht eine Annäherung an die ursprüngliche Blattform sehen dürfen, ebenso wie bei *Drosera capensis*[3]), deren erste Blätter mit denen von *Dr. rotundifolia* übereinstimmen, während die folgenden von ihnen abweichen.

Es liessen sich leicht noch andere Beispiele analoger Keimungsvorgänge anderer Pflanzen mit abgeleiteten Blättern anführen, hier sei nur noch eines genannt, welches zeigt, dass die Uebereinstimmung der Jugendstadien mit verwandten Formen bei solchen Pflanzen, die im fertigen Zustand von den letzteren abweichen, nicht auf die Blattformen beschränkt ist.

Es ist dies der merkwürdige Keimungsvorgang von *Rhipsalis Cassytha*.[4]) Die Rhipsalideen unterscheiden sich bekanntlich von den meisten übrigen Cacteen durch ihre langen, dünnen, cylindrischen Stämme, die hinfällige Schuppenblätter tragen. Sie wachsen epiphytisch auf Bäumen. Die Keimpflanzen von *Rh. Cassytha* entwickeln ihre epikotyle Achse zu einem Sprosse, welcher durchaus übereinstimmt mit einem vierkantigen, auf den Kanten Stachelbüschel tragenden Cereusspross. Man hat auch aus anderen Gründen Ursache, die Rhipsalideen von den Cereiden phylogenetisch abzuleiten, eine Annahme, die in den besprochenen Keimungserscheinungen ihre Stütze findet. Die charakteristischen Rhipsalissprosse entstehen als Seitenzweige an der Keimachse. Voechting[5]) fand an einem alten Exemplare der *Rh. paradoxa* einen Spross, der vier grade Zeilen hatte, auf denen Stachelbüschel sitzen, eine Erscheinung, die man mit dem genannten Autor als Rückschlagsbildung aufzufassen berechtigt ist, ebenso wie die oben von *Juniperus, Phyllocladus* etc. angeführten Erscheinungen.

---

[1]) Irmisch, Bot. Zeit. 1860. pag. 89.

[2]) Nitschke, Wachsthumsverhältnisse des rundblätterigen Sonnenthaus. Bot. Zeit. 1860. pag. 57 ff. Taf. II, Fig. 1, daselbst weitere Lit.

[3]) Darwin, power of movements. pag. 414.

[4]) Th. Irmisch, Ueber die Keimpflanzen von *Rhipsalis Cassytha* und deren Weiterbildung. Bot. Zeit. 1876.

[5]) Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. Pringsh. Jahrb. Bd. IX. S. 421.

Andrerseits aber sind die Fälle auch nicht selten, wo abgeleitete Blattformen gleich bei der Keimung auftreten. So sind die Blätter der Cacteen auch an den Keimpflanzen, soweit mir bekannt, rudimentäre Schuppen, während wir allen Grund zu der Annahme haben, dass die Cacteen früher normale, grüne, assimilirende Laubblätter besassen, wie sie ja der Gattung *Peireskia* jetzt noch zukommen. Auch *Ruscus*, das später seine Zweige blattähnlich (zu Cladodien) entwickelt, producirt bei der Keimung keine Laubblätter, sondern nur Schuppen. (Vergl. DE CANDOLLE, organogr. végét. tab. 49. Fig. 1.) Es bilden sich zunächst einige Scheidenblätter; dann die Schuppen, in deren Achseln die Cladodien stehen. Und schon der Keimspross von *Casuarina equisetifolia* hat seine sonderbare, equisetenähnliche Gestalt (vergl. a. a. O. tab. 53. fig. 2). Bei der merkwürdigen Keimung von *Utricularia* tritt ausser einer Anzahl (6—12) einfacher primärer Blätter an die Stelle eines derselben ein Schlauch auf, der als aus Umwandlung eines der Blätter hervorgegangen zu betrachten ist. Eine Wiederholung der Phylogenie in der Ontogenie findet in den eben erwähnten Fällen also nicht statt.

Was die Pflanzen mit gewöhnlichen, nicht abgeleiteten Blattformen betrifft, so beginnt die Keimpflanze entweder sogleich mit der definitiven Blattform, oder sie producirt zuerst einfachere Blätter. Ersteres ist der Fall z. B. bei manchen Leguminosen, wie der Zimmeracacie *(Acacia Lophantha)*, *Cassia*-Arten und noch einer ganzen Anzahl anderer Pflanzen. — Eine sehr häufige Erscheinung ist es indess, dass die Primärblätter einfacher geformt sind als die folgenden, wobei häufig ein stufenweiser Uebergang von den ersteren zu den letzteren stattfindet. Für diese einfachen Primärblätter gilt, soweit ich die Erscheinung kenne, ausnahmslos der Satz, dass sie nichts anderes sind als Formen, welche auch die später auftretenden Blätter in ihrer Entwicklung durchlaufen, also gewissermassen Hemmungsstadien der Laubblätter, die aber oft mächtig entwickelt sind. Die Primärblätter stellen also Laubblätter dar, die auf einer bestimmten Entwicklungsstufe stehen geblieben sind, von hier aus aber ebenso nicht selten dann eine eigenartige Entwicklung erfahren haben, wie wir dies oben bei den Knospenschuppen sahen, bei welchen der Blattgrund der stehengebliebenen Laubblattanlage ebenfalls zu einer Entwicklung gelangt, die er beim Laubblatt nicht hat.

In manchen Fällen sind die Differenzen zwischen Primär- und Folgeblättern sehr einfache. Bei der Keimung von *Ranunculus arvensis* sehen wir[1]) als erstes Blatt auf den Cotyledon ein an der Spitze dreispaltiges Blättchen erscheinen, die Blattlamina hat also rechts und links je ein Seitenglied erzeugt. Das folgende Blatt ist schon etwas complicirter, es ist fünftheilig, d. h. die Verzweigung ist (wohl in basipetaler Richtung) weiter gegangen. Die weiter nach oben folgenden Blätter unterscheiden sich im Grunde nur dadurch von den ersten, dass sie tiefer eingeschnitten sind. Dass auch das fünftheilige Blatt dreitheilig war, ehe es sich weiter verzweigte, ist klar, und ausserdem kann bei kräftig entwickelten Keimpflanzen auch gleich das erste Blatt fünftheilig sein. Bei den dreiblättrigen *Trifolium*-Arten ist das Primärblatt unverzweigt, also einblättrig, eine Form, welche die Blätter von *Ononis Natrix* sehr lange beibehalten, bis schliesslich dreizählige auftreten. Grössere Differenzen zeigen z. B. die Primärblätter anderer Papilionaceen, wie *Vicia Faba*, *Lathyrus*-Arten etc. Das erste auf die Cotyledonen folgende Blatt ist von sehr einfacher Form: es sitzt mit breiter Basis dem Stengel auf und endigt oben in drei Lappen, von denen der mittlere der Blattlamina entspricht, die beiden seitlichen den Nebenblättern. Es ist dies eine Laubblattanlage, stehen geblieben zur Zeit, wo die Stipulae angelegt waren, die Blattspreite aber noch keine Gliederung erfahren hatte[1]). Dasselbe beobachtet man auch in anderen Fällen. An den Sprossen z. B., welche auf abgeschnittenen Wurzelstücken von *Ailanthus glandulosa* entstehen (aus dem Cambium resp. Callus), ist die Blattentwicklung eine ähnliche, wie bei den Keimpflanzen: zuerst bilden sich bleiche, ungegliederte Schuppen, die nach oben allmählich in das reicher gegliederte Blatt übergehen und ebenso ist es bei vielen Adventivsprossen. Derartige Erscheinungen phylogenetisch aufzufassen, dazu liegt glaube ich, kein Grund vor, ich sehe in jenen einfachen Primärblättern nur Hemmungsbildungen, deren Ursachen in Eigenthümlichkeiten des Wachsthums oder der Zusammensetzung embryonaler Sprosse liegt.

---

[1]) Vergl. z. B. die Abbildungen bei ROSSMANN, Phyllomorphose, Taf. I.

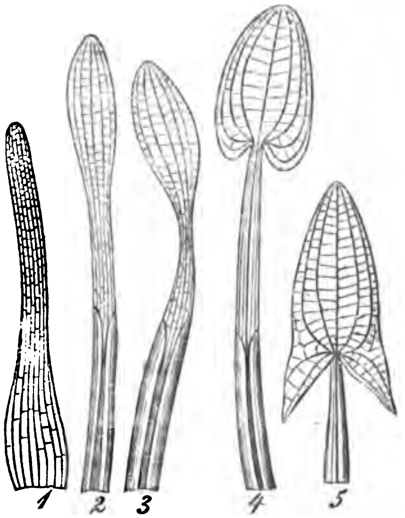


Fig. 55. (B. 376.)

Sagittaria sagittaefolia. Blattformen an einer, aus einer austreibenden Knolle entstandenen Pflanze, nach der Reihenfolge beziffert.

Eigenartige Formen nehmen die Primärblätter bei manchen Wasserpflanzen an. So bei *Sagittaria sagittaefolia*[2]). Die Primärblätter der aus den überwinternden Knollen entspringenden Pflanzen haben die Gestalt eines breiten Bandes (Fig. 55, 1), das sich oft (in tiefem Wasser) zu bedeutender Länge (über ½ M.) entwickelt, und im Wasser fliessend einem *Vallisneria*-Blatt zuweilen täuschend ähnlich sieht (s. *Sag. vallisnerifolia* Cosson et Germain in Grenier et Godron Flore *de France III.* p. 167, bei Rostock sehr häufig). DE CANDOLLE hatte diese Blätter irrigerweise für ein Phyllodium, wie bei den neuholländischen Acacien gehalten. Dass dem nicht so ist, sieht man, wenn man die Reihenfolge der Blätter in nicht zu seichtem Wasser wachsender Pflanzen beobachtet. (Vergl. Fig. 55, 1—5). Es treten nach den bandförmigen Blättern solche auf, die an dem apikalen Ende eine geringe Verbreiterung zeigen (Fig. 55, 2). Diese Verbreiterung vergrössert sich bei den nun folgenden Blättern, sie erscheint eiförmig (Fig. 55, 3). Endlich erscheint der breite Endtheil schärfer gegen den unteren, schmäleren, abgesetzt, er erscheint deutlich als Blattlamina, der letztere als Stiel. Die Blattlamina hat aber zunächst noch stumpfe Enden (Fig. 55, 4), erst später erhält sie die bekannte Pfeilform (Fig. 55, 5). Bei Pflanzen, die in tieferem (auch in ganz ruhig fliessendem) oder in rasch strömendem Wasser wachsen, unterbleibt aber das Auftreten von Blättern mit pfeilförmiger Lamina, die über das Wasser treten, nicht selten vollständig. Die sämmtlichen Blätter der Pflanze bleiben fluthend, *Vallisneria* ähnlich (was, wie oben angedeutet, zur Aufstellung einer besonderen Art *S. vallisnerifolia* geführt, auch zu Verwechslungen mit *Vallisneria* Anlass gegeben hat). In diesem Zustand kann die Pflanze sogar zum Blühen gelangen, aber jedenfalls nur selten, gewöhnlich bleibt sie steril, wie dies ja auch bei anderen, in zu tiefem Wasser wachsenden Wasserpflanzen (*Hippuris*, *Limosella* etc.) der Fall zu sein pflegt; eine Erscheinung, die ich als bedingt durch die in diesem Fall eintretende Massenproduktion von Blattsubstanz betrachten möchte. — Untersucht man nun die Entwicklungsgeschichte eines der pfeilförmigen Laubblätter, so ergiebt sich, dass die in den Fig. 55, 1—4 dargestellten Blattformen zugleich denjenigen Entwicklungsstadien entsprechen, welche das einzelne, mit pfeilförmiger Lamina und Blattstiel versehene Blatt durchläuft. Sieht man von dem, in beiden Fällen gleichbleibenden scheidenförmigen Blattgrund ab, so ist das Oberblatt zunächst ebenfalls bandförmig, im Kleinen den Umriss der Fig. 55, 1, nachahmend. Dann schwillt das obere Ende desselben eiförmig an, die schmale Zone zwischen der Laminaranlage und dem Blattgrund entwickelt sich dann später zum Blattstiel. Später nimmt die Blattlamina dann successive die Formen an, welche in den Fig. 55, 2—5, dargestellt sind. Zu jeder Primärblattform giebt es also eine entsprechende Entwicklungsstufe in der Entwicklung des Laubblattes, die ersten bandförmigen Blätter sind also diejenigen, wo das Oberblatt noch bandförmig, der Blattstiel noch nicht angelegt war. Auf dieser Formstufe ist die Blattanlage stehen geblieben und hat sich nun zu beträchtlicher Grösse entwickelt. Es kann keine Frage sein, dass bei Pflanzen, die nur bandförmige Blätter besitzen, solche Blätter, die normal zu pfeilförmigen geworden wären, sich bandförmig entwickelt haben. Machen wir, davon ausgehend, einen Analogieschluss auf die erst auftretenden Blätter, so erscheinen auch sie als eigenartig entwickelte Hemmungsbildungen, deren Auftreten, wie sich aus dem Gesagten ergiebt, mit äusseren Verhältnissen, vor allem mit der Wassertiefe in direktem Zusammenhange steht. Dass die Pflanze früher überhaupt nur einfache, *Vallisneria* ähnliche Blätter besessen habe, das ist zwar möglich, aber positive Anhaltspunkte dafür haben wir auch nicht. Aehnliche Erscheinungen habe ich übrigens auch bei der Keimung von *Alisma Plantago* beobachtet.

---

[1]) Die Richtigkeit meiner Auffassung findet auch daran eine Stütze, dass diejenigen Vicien, welche unterirdische Ausläufer besitzen, wie z. B. *Lathyrus tuberosus*, an denselben ganz ähnliche Niederblätter (die sicher Hemmungsbildungen von Laubblättern sind,) hervorbringen, wie die Primordialblätter von *Vicia Faba* etc. Dass man derartige Primordialblätter (an Seitensprossen der Cotyledonen und der untersten Blätter) veranlassen kann, sich zu Laubblättern zu entwickeln, dann nämlich, wenn man den Hauptspross früh genug entfernt, wurde in der Einleitung mitgetheilt (pag. 125). Es ist dies, wie ich glaube, ein experimenteller Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung der Primordialblätter als Hemmungsbildungen.

[2]) Beitr. zur Morphol. und Physiol. des Blattes. Bot. Zeit. 1880 pag. 833 ff.

Heterophyllie der Wasserpflanzen. Es führt uns die Betrachtung der Blattformen dieser Wasserpflanzen zur Erwähnung der merkwürdigen heteromorphen Blattbildung, wie wir sie bei anderen Wasserpflanzen treffen, nur dass es sich hier meist nicht um die Verschiedenheit von Primär- und Folgeblättern handelt, sondern um Verschiedenheiten, wie sie in Folge verschiedener äusserer Wachsthumsbedingungen auftreten. *Sagittaria* macht zu diesen Fällen den Uebergang dadurch, dass, wie erwähnt wurde, unter bestimmten Bedingungen die Primärblätter dauernd beibehalten werden. Zunächst ist hier eine Anzahl von Pflanzen zu nennen, die die Fähigkeit haben, Schwimmblätter zu entwickeln. Unter Schwimmblättern versteht man meist ziemlich langgestielte Blätter, deren Lamina auf der Wasseroberfläche schwimmt, wie dies bei vielen Wasserpflanzen, z. B. *Hydrocharis*, *Cabomba*, *Nymphaea* der Fall ist. Bei festgewurzelten Pflanzen richtet sich die Länge des Stieles meist nach der Höhe des Wasserniveaus, steigt dasselbe, so verlängert sich der (noch wachsthumsfähige) Stiel, bis er die Lamina wieder auf die Wasseroberfläche gebracht hat. Bei *Nymphaea* und *Nuphar* wächst er in seichtem Wasser übrigens nicht selten auch über den Wasserspiegel hervor. Die Blattlamina der Schwimmblätter ist dadurch ausgezeichnet, dass nur auf der

Blattoberseite Spaltöffnungen entwickelt sind. Solche Schwimmblätter besitzt auch *Sagittaria:* es sind das die auf die ersten Blätter folgenden mit ovalen Spreiten versehenen Blätter. Der allmähliche Uebergang der Primärblätter dieser Pflanze in die Folgeblätter ist auch im anatomischen Baue ausgesprochen[1]. Die ersten schwimmenden Blätter, die nach den untergetauchten erscheinen, haben auf ihrer Unterseite keine Spaltöffnungen, auf der Oberseite aber sogar bedeutend mehr, als die Oberseite der Luftblätter. Die nächstfolgenden schwimmenden Blätter besitzen auch auf der Blattunterseite Spaltöffnungen, auf der Oberseite entsprechend weniger, bis sich dann das normale Verhältniss bei den pfeilförmigen, durch den Blattstiel über die Wasserfläche emporgehobenen Blättern einstellt. — Dass Schwimmblättern Spaltöffnungen auf der Unterseite des Blattes, welches dem Wasser aufliegt, von keinem Nutzen sein würden, ist klar. Es ist aber bis jetzt ein äusserer Faktor nicht zu erkennen, der bewirkt, dass in Fällen, wie die folgenden, die Spaltöffnungen, welche doch entstehen, ehe das Blatt auf den Wasserspiegel gelangt, bewirken könnten, auch an »Vererbung« ist in diesen Fällen ja nicht zu denken.

Zu diesen Pflanzen gehört *Marsilia quadrifolia*[2], ein Farn, der an feuchten zeitweise überschwemmten Lokalitäten am Rande von Teichen etc. lebt. Nach den Primärblättern treten Schwimmblätter auf, deren Spreite sich auf das Wasser legt. Auf die Schwimmblätter folgen normal, d. h. wenn das Wasser nicht zu tief ist, Luftblätter, welche aber schon hervortreten, wenn die Pflanze noch in seichtem Wasser steht. Geräth die Pflanze aber in tieferes Wasser, so entwickelt sie Schwimmblätter, die Stiele verlängern sich, bis die Spreite die Wasseroberfläche erreicht. Während nun die Luftblätter[3] auf der Blattober- wie Unterseite Spaltöffnungen besitzen, haben die Schwimmblätter dieselben nur auf der Oberseite, dafür aber hier desto zahlreicher. Erwähnt sein mag, dass ein Blatt, das einmal als Luftblatt angelegt ist, sich nicht zum Schwimmblatt auszubilden vermag, sondern, wenn man die Pflanze ins Wasser versenkt, zu Grunde geht. Die Pflanze gedeiht übrigens auch in tiefem Wasser ganz gut, bildet aber keine Fortpflanzungsorgane, wohl weil sie alle Baustoffe zur Erhaltung des Vegetationskörpers braucht. Aehnlich ist es bei anderen Marsilien-Arten. *Polygonum amphibium* kommt in einer Wasser- und einer Landform vor. Von einer Stelle, wo sie lange als Landform vegetirt hatten, wurden Sprosse ins Wasser gesetzt: die beblätterten Sprosse gingen zu Grunde, es entwickelten sich aber neue, welche Schwimmblätter trugen, deren Spaltöffnungen vertheilt sind wie die auf dem Marsiliablatt.

Solche Pflanzen, welche eine Land- und Wasserform besitzen, giebt es nun eine ganze Anzahl, aus der einige Beispiele angeführt sein mögen. Die Landformen zeichnen sich den Wasserformen gegenüber meist durch gedrungeneren Wuchs, kleinere Intercellularräume und stärkere Entwicklung der mechanisch wirkenden Zellformen aus. Die Blätter der Wasserformen haben das Bestreben, einen möglichst grossen Theil ihrer Oberfläche in Contact einerseits mit dem Wasser, welches Gase, namentlich Kohlensäure absorbirt hat, andererseits mit den lufthaltigen Intercellularräumen zu bringen. Die Blätter sind desshalb meist fein vertheilt oder besitzen grosse Intercellularräume. Land- und Wasserformen besitzen z. B. *Hottonia* und *Hippuris*. Spaltöffnungen finden sich auch an den Wasserblättern von *Hottonia*, ein Anzeichen dafür, dass diese Pflanze, wie jedenfalls manche andere, ursprünglich eine Landpflanze war, und erst später dem Wasserstandort, der ja in vielen Beziehungen vortheilhaft ist (z. B. Schutz gegen manche Thiere, geringere Anzahl von Concurrenten) angepasst hat. Uebrigens vermögen wohl alle Wasserpflanzen an der Luft, wenn dieselbe nur gehörig feucht ist, zu wachsen, anderenfalls gehen sie durch Transpiration, welche durch eine wenig entwickelte Cuticula kaum gehemmt wird, bald zu Grunde. *Elodea canadensis* z. B. habe ich in Erde unter Glasglocke mit gut entwickelten Sprossen gezogen, ebenso *Hydrocharis*.

---

[1] Vergl. HILDEBRANDT, Schwimmblätter von *Marsilia*. Bot. Zeit. 1870. REINHARDT, bot. Jahresber. 1879 pag. 30.

[2] A. BRAUN, Monatsber. der Berl. Akad. 11. Aug. 1870. — Wie BRAUN a. a. O. ausführt, waren die Schwimmblätter schon sehr lange bekannt. Vergl. auch HILDEBRANDT a. a. O.

[3] Spaltöffnungen kommen übrigens nach BRAUN und HANSTEIN auch auf dem ganz untergetauchten Cotyledon vor, ähnlich wie bei *Ranunculus aquatilis*. Es liegt auch bei *Marsilia*, die jetzt periodisch austrocknenden Lokalitäten angepasst ist, der Schluss nahe, dass sie von einer Landform abstammt, was bei *Ranunculus* ja kaum zweifelhaft sein kann. Andere Marsilien, wie z. B. *Marsilia trichopus* bringen keine echten Schwimmblätter hervor, und auch Arten, welche, in der Jugend Schwimmblätter besitzen, haben nicht immer wie *M. quadrifolia* die Fähigkeit bei Versetzung in tieferes Wasser echte Schwimmblätter, die auf der Unterseite keine Spaltöffnungen haben, zu erzeugen. (Vergl. BRAUN, Monatsber. 1872. pag. 647.)

Ein besonderes Interesse durch die Vielgestaltigkeit ihrer Blattformen beanspruchen die Wasserranunkeln[1]) (*Ranunculus*, Section *Batrachium* DE CANDOLLE's). Nur wenige Wasserhahnenfüsse (*Ranunculus caenosus* GUSS., *hederaceus* L., *R. divaricatus* LAM., *R. longirostris* GODR., haben an der ganzen Achse gleichgestaltete Blätter. Bei den meisten treten sie in zwei Modificationen auf: Schwimmblätter mit flacher, am Rande etwas gelappter Lamina und in feine Zipfel zertheilte Wasserblätter, zwischen beiden fehlt es übrigens nicht an Uebergangsformen, auch kommen die Schwimmblätter nicht an allen Exemplaren vor, sondern pflegen zu fehlen, wenn die Pflanze fluthet. Selten sind sie bei *R. fluitans*. Ausserdem besitzen die erwähnten Ranunkeln und ebenso die mit nur einerlei Blättern versehenen (*R. hederaceus* etc.) auch Landformen, die Blätter derselben sind bei *R. aquatilis* z. B. den zerschlitzten Wasserblättern ähnlich, nur die Zipfel etwas breiter. Spaltöffnungen finden sich auch auf den Wasserblättern[2]), sie sind aber auf den Landblättern viel häufiger, besonders auf der Blattoberseite, auch die Cotyledonen von Samen, die man im Wasser keimen lässt, besitzen Spaltöffnungen. Die Entwicklungsgeschichte vom Wasser- und Landblatt ist eine zeitlang ganz übereinstimmend, erst später bleibt das Wasserblatt auf einer gewissen Stufe der Gewebedifferenzirung stehen, es bildet keine Spaltöffnungen und gleicht in seinem Baue einem jungen Laubblatte. Ob eine Blattanlage sich zum Wasser- oder Landblatt entwickeln soll, das hängt nur von äusseren Einflüssen ab, hat sie sich aber einmal zu der einen Funktion ausgebildet, so ist das Blatt der andern nicht mehr fähig, ein Landblatt geht also im Wasser zu Grunde und umgekehrt. Dass sich in den Epidermiszellen der Wasserblätter, wie das bei Wasserpflanzen ganz allgemein ist, Chlorophyllfarbstoff bildet, möchte ich dem geminderten Lichtzutritt zuschreiben. — Was die Schwimmblätter von *R. aquatilis* betrifft, so weichen sie in ihrer Gestalt nach dem oben Erwähnten von der der

---

[1]) Vergl. ROSSMANN, Beiträge zur Kenntniss der Wasserhahnenfüsse, Giessen 1854; ASKENASY, Ueber den Einfluss des Wachsthumsmediums auf die Form der Pflanzen. Bot. Zeit. 1870.

[2]) ASKENASY, a. a. O. pag. 255. Sie finden sich in geringer Zahl an der Spitze der Blattzipfel, das Gewebe stirbt hier aber bald ab, sodass die Spaltöffnungen, die wir hier wohl als rudimentäre Organe zu betrachten haben, der Beobachtung wieder entschwinden.

Wasser- und Luftblätter beträchtlich ab. Sie sind den (terminalen) Blüthen opponirt, die Knospen, welche aus ihrer Achsel entspringen, setzen den Stamm fort. Diese Blätter, die wir mit ASKENASY kurz als Gegenblätter bezeichnen wollen, sind von nierenförmigem Umriss und dreilappig. Die ersten Entwicklungsstadien stimmen vollständig mit denen der gewöhnlichen Blätter überein und unter Umständen kann eine Schwimmblattanlage auch zu einem gewöhnlichen Blatte werden. Der Unterschied in der Weiterentwicklung besteht vor allem in dem viel grösseren Flächenwachsthum der Gegenblätter und dem Unterbleiben der reichen Verzweigung, so dass die Gliederung des Blattes eine viel geringere ist. Wie schon oben erwähnt, kommt *R. aquatilis* auch ganz ohne Schwimmblätter vor, die »Gegenblätter« haben in diesem Falle die Form gewöhnlicher Land-, resp. Wasserblätter, und bei blühenden Landpflanzen ist dies immer der Fall. Zwischenformen treten dann ein, wenn Pflanzen, welche bereits typische Gegen-(Schwimm-)blätter zu bilden begonnen hatten, entweder in zu tiefes Wasser zu stehen kommen oder genöthigt werden, im Trockenen zu wachsen, aber auch unter anderen, nicht immer genau präcisirbaren Bedingungen. Die Uebergangsformen sind solche nicht nur in Bezug auf die äussere Gestaltung, sondern auch auf den anatomischen Bau. Vergleichen wir nun die Wasserranunkeln mit anderen Ranunculaceen, so kann, wie auch ASKENASY annimmt, es kaum einem Zweifel unterliegen, dass dieselben abstammen von terrestrischen Arten. Keimt z. B. *Ranunculus sceleratus*, eine terrestrische, aber feuchte Lokalitäten liebende Form, in seichtem Wasser, so bildet er Schwimmblätter von der Form wie unter den Wasserranunkeln, z. B. *R. hederaefolius* sie zeitlebens besitzt. Später aber erhebt sich der blüthentragende Spross aus dem Wasser und bildet gewöhnliche Blätter, die an nicht im Wasser keimenden Pflanzen sofort auftreten. Die »Gegenblätter« von *R. aquatilis* haben die, auch bei dieser Art als ursprünglich anzusehende Form behalten, und diese Form ist besonders dazu geeignet, die Blüthe auf dem Wasserspiegel, über den sie emporwächst, einigermaassen zu fixiren und vor dem Umfallen zu schützen. Die anderen Blätter aber sind für das Leben im Wasser angepasst, und wie erwähnt, haben auch die Wasserblätter die Fähigkeit, unter Umständen diese Form anzunehmen. Sie ist bei den gewöhnlichen Blättern so constant geworden, dass sie auch bei Cultur im Trockenen beibehalten wird, wie wir denn bei vielen »amphibischen« Pflanzen sehen, dass sie auch in ihrer Landform die Eigenschaften (grosse Intercellularräume etc.), die sie befähigen als Wasserpflanzen zu wachsen, theilweise beibehalten.

Landformen von Wasserpflanzen sind ausser den oben erwähnten noch bekannt für *Callitriche*-Arten[1]), *Hippuris* etc. Wasserformen für Landpflanzen für *Veronica Anagallis*, *Sagittaria* (s. o.) etc. Von einer ganzen Anzahl anderer Wasserpflanzen aber kennt man keine Landformen. So für *Potamogeton*-Arten, *Najas*, *Zanichellia* etc., die meisten dieser Pflanzen können, wie oben erwähnt, wenn sie hinreichend gegen Verdunstung geschützt sind, wohl auch ausserhalb des Wassers wachsen. *Isoëtes lacustris* z. B. ziehe ich auf diese Weise seit $\frac{5}{4}$ Jahren als Landpflanze.

---

[1]) *Callitriche autumnalis* besitzt an der Blattspitze des jungen Blattes eine Gruppe von 3 bis 8 Spaltöffnungen, die bald zu Grunde gehen und am ausgewachsenen Blatte nicht mehr vorhanden sind (BORODIN, Ueber den Bau d. Blattspitze einiger Wasserpflanzen. Bot. Zeit. 1870, pag. 841). Am Wasserblatt von *Hottonia* finde ich Spaltöffnungen in gar nicht seltener Zahl, REINHARDT (Bot. Jahresber. 1879, pag. 31), giebt nur eine einzige an, die Exemplare verhalten sich also wie es scheint, verschieden.

Eine ähnliche Differenz zwischen Schwimm- und Wasserblättern wie bei *R. aquatilis* findet sich auch bei anderen Pflanzen. Sehr auffällig z. B. bei *Cabomba* (vergl. z. B. die Abbildung von *Cabomba caroliniana* bei LE MAOUT et DECAISNE, traité général de botanique descriptive, pag. 414 der 2. Aufl.). Die Schwimmblätter sind hier schildförmig, ungegliedert, die untergetauchten sind ähnlich wie bei den Wasserranunkeln in zahlreich feine Zipfel zertheilt. Es wäre interessant zu erfahren, inwieweit die beiden Blattformen in den ersten Stadien ihrer Entwicklung miteinander übereinstimmen. Bei *Salvinia natans*, dem bekannten schwimmenden Farnkraut findet sich eine ähnliche Differenz in der Ausbildung der Blätter. Die Schwimmblätter sind oval, ungestielt, die Wasserblätter in viele Zipfel zerspalten. Die Entwicklung von Schwimm- und Wasserblatt stimmt hier in den ersten Stadien überein, während aber die ersteren unverzweigt bleiben, tritt bei den letzteren eine reichliche Verzweigung ein.[1])

Ausser den genannten Umbildungsformen der Laubblätter ist namentlich noch die Verdornung derselben nicht selten; ihr successives Auftreten wurde oben von *Ulex europaeus* erwähnt, ebenso sanft abgestufte Uebergänge finden sich auch bei *Berberis vulgaris*, bei welchen aus den Laubblättern schliesslich verzweigte, meist dreitheilige Dornen hervorgehen. Man kann an den successiven Blättern eines Sprosses beobachten, wie die Fläche der Blattspreite immer mehr reducirt wird, während die Blattzipfel verdornen. Dass an den Keimpflanzen gewöhnliche Laubblätter auftreten, braucht kaum bemerkt zu werden. Auch bei den Cacteen z. B. sind die Blätter in Dornen umgewandelt, ihre Entwicklung soll unten besprochen werden.

Aehnliche Umbildungen wie die Laubblätter treffen oft auch die Nebenblätter. Sie werden zu Dornen bei *Capparis spinosa, Robinia-, Euphorbia-.* (z. B. *E. splendens*) und *Acacia*-Arten.

DELBROUCK (die Pflanzenstacheln in HANSTEIN's botan. Abhandl. Bd. II., Heft 4) will für einige *Acacia*-Arten, z. B. *A. armata* die Nebenblatt-Natur der Dornen zugeben, für andere (*A. horrida* und *acanthocarpa*) nicht; und zwar deshalb, weil die — ebenso wie bei anderen Arten gestellten — Dornen, resp. Stacheln, hier »Trichome« seien, welche erst entstehen, nachdem das Blatt im Wesentlichen schon seine definitive Gestalt erreicht hat. — Es scheint mir dies aber kein triftiger Grund zu sein, denn rudimentäre Organe, wie sie die verdornten Stipulae der *Acacia*-Arten ja sind, treten häufig verspätet auf, und es scheint mir zudem nicht zweifelhaft, dass diese Organe bei allen *Acacia*-Arten homologer Natur sind.

Grössenverhältnisse und Vertheilung. Es erübrigt noch, dem oben über die Blattentwicklung mitgetheilten einige Angaben einmal über die Grössenverhältnisse der während einer Vegetationsperiode gebildeten Blätter und sodann über die Vertheilung derselben am Sprosse beizufügen.

In Bezug auf die Grössendimensionen der Laubblätter lässt sich im Allgemeinen sagen, dass die im Anfang der Vegetationsperiode gebildeten oder (bei Bäumen) entfalteten die kleinsten sind, dass darauf eine Zunahme der Grössenentwicklung bis zu einem Maximum erfolgt, von wo an die Blattgrösse wieder sinkt, bis die Blattbildung, sei es durch Blüthen oder durch Winterknospenbildung beschlossen wird. Bei Pflanzen, welche Wurzelrosetten bilden, kann das Maximum der Grössenentwicklung des Blattes natürlich innerhalb dieser Wurzelrosetten liegen.[2]) Uebrigens findet ein solch regelmässiger Gang durchaus nicht in aller

---

[1]) Auch die Blätter einiger Landpflanzen werden, wenn sie im Wasser wachsen, tief eingeschnitten. So die von *Lycopus europaeus* (IRMISCH, die Keimung etc. der Labiaten in Abhdl. der Nat. Ges. zu Halle, 3. Bd. pag. 66). Die im Wasser wachsenden Blätter sind gefiedert (resp. tief fiederspaltig), während die sonstigen Blätter nur gezähnt, die unteren am Grunde fiederspaltig sind Hier liegt also eine direkte Beeinflussung der Blattausbildung durch das Wachsthumsmedium vor.

[2]) Vergl. A. BRAUN, Verjüngung. pag. 75.

Fällen statt. Namentlich bei manchen Kurztrieben findet nicht eine allmähliche Abnahme in der Grössenentwicklung des Blattes statt, sondern ein plötzliches Aufhören derselben, nachdem der Höhepunkt erreicht ist. Ein instructives Beispiel liefern z. B. die Sprosse von *Juncus*¹), welches zugleich zeigt, wie verschieden der Grad der Ausbildung der einzelnen Theile des Blattes, Scheide und Spreite an einem und demselben Sprosse sein kann (ein Blattstiel findet sich hier nicht). An der Basis des Stengels der Triebe findet man bei *Juncus conglomeratus* z. B. sechs Schuppenblätter in zunehmender Grösse, die im wesentlichen wie bei allen Monokotylen, Blattscheiden mit verkümmerter Lamina, resp. Primärblättern, an denen die Lamina noch nicht ausgebildet ist, entsprechen. Die verkümmerte Lamina ist übrigens an dem innersten (oft auch dem vorhergehenden) Schuppenblatte in Form einer pfriemlichen Spitze, auf der das Schuppenblatt fast ausschliesslich bildenden, mehrere Centim. langen Blattscheide kenntlich. Auf dieses Schuppenblatt folgt plötzlich das grosse stielrunde Laubblatt, das ganz aussieht wie ein blattloser Stengel, es besitzt einen äusserst kurzen, mit blossem Auge gar nicht wahrnehmbaren Scheidentheil, in welchem der nach Bildung des einzigen Laubblattes verkümmernde Vegetationspunkt sitzt, an welchem ich bei *J. conglomeratus* stets auch noch die Andeutung zu einem weiteren, nie zur Ausbildung gelangenden Blatte fand.

Ein solcher *Juncus*-Spross, der in der Achsel seines zweiten (häufig auch des dritten) Schuppenblattes einen sich ebenso verhaltenden neuen Spross erzeugt, verhält sich also gerade so wie eine sich entfaltende Winterknospe eines Laubbaumes, z. B. *Prunus avium*, wenn man sich bei der letzteren alle Laubblätter bis auf das unterste mitsammt dem Vegetationspunkte verkümmert denkt. Es ergiebt sich aus dem Gesagten, wie verschieden bei den einzelnen Sprossen auch die aufeinanderfolgenden Blattmodificationen sind. Die blühenden *Juncus*-Sprosse z. B. besitzen ebenfalls nur ein, aber auf langem Internodium stehendes Laubblatt, dessen Basis die Inflorescenz scheidenförmig umfasst.

Es sind dies also Sprosse, die alle Blattformationen (Niederblätter, Laubblätter, Hochblätter) besitzen, mit Ausnahme der Blüthenblätter, die sie ebenfalls besitzen würden, wenn eine Terminalblüthe vorhanden wäre. Eine solche findet sich z. B. bei dem, vielfach als instruktives Beispiel für die Ausbildung der Blattformation benützten *Helleborus niger*²). Auf die Cotyledonen folgen hier die primären Laubblätter. Dann in regelmässigem Wechsel Niederblätter und Laubblätter, bis der Spross nach einigen Jahren (bei Braun, a. a. O., sind 7 angenommen) soweit erstarkt ist, dass er zur Blüthe gelangt. Dabei treten Hochblätter auf als Brakteen der Seitenblüthen, und auch Uebergangsbildungen zwischen Laub- und Hochblättern (vergl. pag. 242.) und nach ihnen die Blüthenblätter. Je nachdem in einem Sprosssystem also die Funktionen vertheilt sind, sind auch die Blattbildungen an den Sprossen modificirt. Sie finden sich entweder wie in dem oben genannten Falle alle an einem Spross, der also zuerst rein vegetativ ist und dann zum Blüthenspross sich gestaltet, oder die vegetative Ausbildung und die Blüthenbildung sind auf besondere Sprosse vertheilt. Der Hauptspross vieler Bäume z. B. wächst unbegrenzt weiter und bildet abwechselnd Laub- und Niederblätter (Knospenschuppen), während Seitensprosse zu Blüthen oder Inflorescenzen sich umgestalten.

---

¹) Irmisch, Botan. Zeit. 1855. pag. 57.

²) Vergl. Braun, Individuum (Abhandl. der Berl. Akad. 1853, pag. 98 ff.; Taf. I. Fig. 2,

Der unter der Erde kriechende Hauptspross von *Paris* dagegen bildet überhaupt nur Niederblätter, und die Laubblätter und Blüthen erscheinen auf Seitensprossen begrenzten Wachsthums, ähnlich wie dies bei den Kiefern in späteren Jahren der Fall ist. Es würde zu weit führen, die grosse Mannigfaltigkeit, die hier sich findet, an einer grösseren Anzahl von Beispielen auszuführen, nur das mag hier noch betont sein, dass auch die Vertheilung der Blattformen auf die Sprosse keine ganz constante ist, es sei hier nur erinnert an das oben über die Inflorescenzen von *Prunus Padus*, *Petasites* etc. Gesagte.

Die Blattbildung der Parasiten endlich, bei welchen bekanntlich häufig grüne Laubblätter ganz fehlen, wie z. B. bei *Orobanche*, soll in einem besonderen, den Parasitismus behandelnden Abschnitt besprochen werden.

§ 4. Metamorphe Sprossformen. — Schon im Verlaufe der Darstellung der Blattentwicklung wurde darauf hingewiesen, dass metamorphe, abgeleitete Blätter sich gewöhnlich nicht isolirt an den Sprossen finden, sondern dass mit der Umbildung der Blätter eine Umbildung des ganzen Sprosses gewöhnlich verknüpft ist. Wir erhalten z. B. Niederblattsprosse, welche mit Niederblättern besetzt sind, und entweder als unterirdische Stämme (*Paris quadrifolia*), oder Ausläufer (*Circaea* und viele andere) im Boden kriechen oder zu Reservestoffbehältern anschwellen wie bei der Kartoffel, *Helianthus tuberosus* u. a. Die Formentwicklung derartiger Sprosse ist eine so einfache, dass sie hier keine Besprechung erheischt. Von grösserem Interesse sind diejenigen Sprossformen, bei welchen der Spross meist unter Verkümmerung oder Reduction der Laubblätter deren Function, oft auch deren Form übernimmt, diejenigen, welche sich ebenfalls unter Verkümmerung der Blätter in Dornen resp. Stacheln umbilden, die Sprosse, welche Wurzelfunction übernehmen und endlich als die wichtigsten diejenigen, welche als Träger der Fortpflanzungsorgane bestimmten, bei den verschiedenen Abtheilungen, wechselnden Umbildungen unterliegen. Sprosse der letzteren Art, d. h. solche, die als Träger der geschlechtlichen Fortpflanzungsorgane in den vegetativen Sprossen gegenüber differenter Weise ausgebildet sind, bezeichnen wir ganz allgemein als Blüthen; die Entwicklung derselben wird den Gegenstand des folgenden Abschnittes bilden.

1. Phyllocladien. Eine zahlreiche Reihe von Mittelstufen führt von den gewöhnlichen vegetativen Sprossen zu denjenigen, welche unter Verkümmerung oder Reduction der Blätter die Function derselben übernommen haben. Es wurde oben schon hervorgehoben, dass in manchen Fällen (*Symphytum*, *Carduus* u. a.) blattähnliche, aber nicht vom Stengel abgegliederte Auswüchse desselben die Function der Blätter unterstützen. Eine Reduction der letzteren findet in den genannten Fällen nicht statt. Bei *Genista sagittalis* L. z. B. ist dies schon der Fall: hier übertrifft die grüne, häutige Fläche, welche durch die Verbreiterung der Stengelinternodien gebildet wird, jedenfalls bei weitem die Gesammtfläche der kleinen, ungegliederten Blätter. Die Stengel sind hier aber noch scharf in Internodien gegliedert, die Knoten, an welchen die Blätter entspringen, sind nicht »geflügelt«, unterhalb jedes Blattes aber ist das Internodium durch zwei, der Blattfläche gleichsinnig verlaufende »Flügel« verbreitert. Von hier aus ist nur ein kleiner Schritt zu solchen Formen, deren Blätter verkümmern, während der Stengel flach und oft blattähnlich ausgebildet ist. Derartige Formen finden sich in verschiedenen Verwandtschaftskreisen so unter den Leguminosen bei *Bossiaea*-Arten, *Carmichaelia australis*, unter den Smilaceen bei *Ruscus*, den Polygoneen bei *Mühlenbeckia*, den Euphorbiaceen bei *Phyllanthus*, den Coniferen bei *Phyllo-*

cladus etc. Die interessanten Keimungserscheinungen von einigen dieser Formen sind oben schon besprochen worden, es erübrigt also nur noch, die im Allgemeinen sehr einfache Entwicklungsgeschichte dieser blattartigen Sprosse (»Phyllocladien«) hier anzuführen, soweit sie derzeit bekannt ist.[1])

1. *Phyllocladus.* Die *Phyllocladus*-Arten sind Bäume geringer Höhe oder Sträucher, welche in Neuseeland, Tasmanien etc. einheimisch sind. Sie besitzen cylindrische Hauptachsen mit spiralig gestellten Blättern, die klein und schuppenartig sind, bald vertrocknen und abfallen. In den Achseln derselben entwickeln sich flache, blattartige in ihrem Umrisse an Farnblätter erinnernde Zweige, die ihrerseits wieder verzweigt sind, aber in einer Ebene, einzelne dieser Verzweigungen bilden sich zu Blüthen aus. Es lassen die blattartigen Zweige eine Differenz im Baue der Ober- und Unterseite (wie die meisten Blätter) erkennen, letztere besitzt weit mehr Spaltöffnungen als erstere, auch hat die Oberseite unter der Epidermis ein Pallisadengewebe, welches der Unterseite fehlt. (Ganz mit diesen Phyllocladien übereinstimmend im Habitus wie im Bau verhalten sich die, ebenfalls gefiederten Blättern ähnlichen Zweigsysteme von *Thuja*, bei welchen aber die Blätter noch vorhanden, dem Zweige angedrückt sind.) Es ist indess die Phyllocladien-Natur dieser Zweige hier noch nicht fixirt, denn die kräftigeren derselben gehen an ihrer Spitze wieder in radiäre, cylindrische Triebe über, während diejenigen, bei welchen dies nicht der Fall ist, ohne Zweifel bald vom Stamme abfallen, ebenso wie die Kurztriebe von *Pinus* und diejenigen Kurztriebe von *Larix* etc., welche nicht in Langtriebe übergehen.

2. *Ruscus.* Die *Ruscus*-Arten mit blattartig ausgebildeten Zweigen (*R. aculeatus, hypoglossum, hypophyllum* u. a.) besitzen einen unterirdischen Wurzelstock, aus dem alljährlich im Frühjahr spargelähnliche Sprosse über den Boden treten. Diese Sprosse besitzen zu unterst eine Anzahl scheidenförmiger, relativ ansehnlicher, an der Spitze gewöhnlich grün gefärbter Blätter. ASKENASY (a. a. O., pag. 22) hat bei *R. racemosus* die interessante Anomalie beobachtet, dass auf diese scheidenförmigen Niederblätter zuweilen einige Blätter mit langem Stiele und eiförmiger, grüner Spreite folgten, die etwa wie *Convallaria*-Blätter aussehen: eine Erscheinung, welche wir wohl als Rückschlag auf die Blattform, welche *Ruscus* ursprünglich, vor dem Auftreten der Phyllocladienbildung besass, betrachten dürfen. Gewöhnlich aber streckt sich der Stengel oberhalb der Scheidenblätter und producirt dann eine Anzahl kleiner, dünnhäutiger, bald abfallender Schuppen, in deren Achseln die blattähnlichen Zweige stehen.[2]) Auch die Sprossspitze selbst bildet sich gewöhnlich blattartig aus. Die sämmtlichen Theile eines *Ruscus*-Sprosses sind schon angelegt, wenn er sich im Frühjahr über den Boden erhebt. Auf diesen flachen Zweigen stehen auch gewöhnlich die Blüthen, resp. die wenigblüthigen Inflorescenzen. Bei *R. androgynus* an den Kanten, bei den übrigen auf einer der Flächen, und zwar bei *R. aculeatus* und *hypoglossum* auf der Oberseite, bei *R. hypophyllum* auf der Unterseite. Sie stehen in der Achsel eines Blattes, des einzigen, welches die flachen Zweige überhaupt besitzen, es sprosst schon früh aus dem blattartigen Zweige hervor, der ähnlich wie andere Zweige angelegt wird. Dieses Stützblatt vertrocknet bei *R. aculeatus* u. a. früh, während es bei *R. hypoglossum* grösser und lederartig ist, und in seinem Bau mit dem flachen Zweige übereinstimmt, was erwähnt sein mag, weil diese Thatsache zu unrichtigen Deutungen Veranlassung gegeben hat. Die flachen Zweige von *R. aculeatus* und *R. racemosus* stellen sich übrigens nicht so, dass sie eine Fläche nach oben, eine nach unten kehren, sondern sie machen eine Drehung von 90° und kehren dem Sprosse, an dem sie stehen, die scharfe Kante zu, also ähnlich wie die Phyllodien der neuholländischen Acacien. Doch dürfte dies nach Beleuchtungsverhältnissen wechseln.

3. *Asparagus.* Während die *Ruscus*-Zweige wenigstens noch ein Blatt produciren, ist dies bei den kleinen, nadelförmigen *Asparagus*-Zweigen nicht mehr der Fall. Hier stehen in den Achseln der Niederblätter der Sprosse Büschel von nadelförmigen Zweigen (in Doppelwickeln, vergl. das Diagramm bei EICHLER, Blüthendiagramme I, pag. 149 und die dort angeführte Literatur). Der mittlere Zweig vermag in einen beblätterten Ast auszuwachsen, rechts und links

---

[1]) Vergl. SCHACHT, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte flächenartiger Stammorgane. Flora 1853. pag. 457 ff. ASKENASY, Botan. morpholog. Studien. Frankfurt 1872. pag. 3 ff. GEYLER a. a. O. STRASBURGER, Die Coniferen und Gnetaceen (*Phyllocladus*). pag. 391 ff.

[2]) Bei *Ruscus aculeatus* und *racemosus* stehen dieselben erst an Nebenachsen.

von demselben steht gewöhnlich eine Blüthe. Auch Deckblätter treten bei diesen metamorphen nadelförmigen blattlosen Sprossen nicht auf, nur an den Blüthen sind sie zuweilen in rudimentärer Entwicklung vorhanden.

4. Papilionaceen. Bei den Papilionaceen sind platte, bandartige Stengel, bekannt in der Gattung *Bossiaea* und *Carmichaelia*. Bei *Bossiaea* finden wir innerhalb ein und derselben Gattung alle Uebergänge von den normalen bis zu der in Rede stehenden metamorphen Sprossform; *Bossiaea microphylla* hat cylindrische Zweige und zahlreiche flache Blätter, also die gewöhnliche Sprossform; *B. heterophylla* besitzt flache Zweige aber mit wohlausgebildeten Blättern, während *Bossiaea ensata* R. Br. flache Sprosse mit verkümmernden Blättern zeigt. Der Hauptstamm und die stärkeren Zweige sind hier wie bei *Carmichaelia australis* cylindrisch; die flache Gestalt der Zweige geht durch secundäres Dickenwachsthum allmählich in die cylindrische über; bei *Carmichaelia* aber fallen die sehr flachen Zweige gewöhnlich ohne sich zu verdicken ab. Der Vegetationspunkt der flachen Zweige hat übrigens die gewöhnliche Form, also annähernd kreisförmigen Querschnitt, erst unterhalb desselben beginnt die Abflachung.

5. *Mühlenbeckia platyclada*. Ganz ähnlich wie die genannten Papilionaceen verhält sich eine Polygonee, *Mühlenbeckia*, sie besitzt flache Stengel, welche bei einer Breite von ca. ½ Centim. oft nur 2 Millim. dick sind. Neben diesen flachen Zweigen finden sich solche von mehr kreisförmigem Querschnitt, welche das dauernde Sprossgerüste bilden, während die flachen Zweige eine kürzere Lebensdauer haben. Neben Blättern mit vollkommen entwickelter Spreite finden sich solche, die sehr reducirt sind, und im fertigen Zustand oft kaum mehr erkannt werden können.

6. *Phyllanthus*. Als letztes Beispiel diene eine Euphorbiacee. *Phyllanthus* besitzt einen cylindrischen Stamm und cylindrische Aeste mit spiralig gestellten, schuppenförmigen Blättern, in deren Achseln die blattähnlichen Zweige stehen. Nach SCHACHT (a. a. O. pag. 461) finden sich solche bei *Ph. cernua* nicht, und hier sind auch die Laubblätter entwickelt. An den blattähnlichen Sprossen stehen am Rande häutige Blättchen, in deren Achseln die Blüthensprosse stehen. Es nehmen die blattähnlichen Sprosse eine annähernd horizontale Stellung ein, und werden später abgeworfen.

2. Cacteenform. Andere Euphorbiaceen (z. B. *Euphorbia trigona)* lassen ihre Blätter zwar ebenfalls verkümmern, und werfen dieselben frühzeitig ab, bilden aber keine blattähnlichen, sondern cactusähnliche, fleischige Sprosse. Die Blätter bei *E. trigona* sind verkümmert, ihre Nebenblätter zu Stacheln ausgebildet[1]). Die genannte *Euphorbia* hat den »Cacteenhabitus«. Auch bei den Cacteen (mit Ausnahme von *Peireskia)* verkümmern die Blätter, während die Sprossachsen entweder eine kugelige, säulen- oder blattförmige Ausbildung erfahren. Die Blattanlagen sind noch in Form von bald abfallenden Schuppen vorhanden. Die in der Achsel derselben stehende Sprossanlage aber entwickelt sich in weitaus den meisten Fällen nicht, sondern producirt eine Anzahl von Stacheln[2]). Diese sind, wie schon das von KAUFFMANN beobachtete Vorkommen von Mittelformen zwischen Stacheln und Laubblättern andeutet, umgewandelte Laubblätter, mit welchen sie auch in ihrer Anlage ganz übereinstimmen. Sie treten zuerst auf der, der Hauptachse abgewendeten Seite des Achselknospenvegetationspunktes und stehen hier auch immer in grösserer Zahl als auf der entgegengesetzten Seite. Bei *Opuntia*, *Cereus* und verwandten Formen entwickelt sich die Knospe, welche die Stacheln trägt, im nächsten Jahre weiter, bildet zuerst Stacheln und dann Laubblätter. Bei *Mammillaria* u. a. ist dies nicht der Fall, die stacheltragende Achselknospe stellt hier ihr Wachsthum für immer ein. Aus dem unteren Theile derselben

---

[1]) Ueber die Entwicklung derselben vergl. DELBROUCK, Die Pflanzenstacheln in HANSTEIN, bot. Abh. Bd. 2. Heft IV. pag. 78.

[2]) DELBROUCK a. a. O. pag. 78. Die dort citirte Abhandlung von KAUFFMANN über die Entwicklung der Cacteenstacheln ist mir nicht zugänglich. — Gelegentliche Untersuchungen an *Phyllocactus* haben mich zu denselben Resultaten geführt wie DELBROUCK.

aber entwickelt sich ein umfangreicher Höcker, der ein sternförmiges Stachelbüschel trägt. Dies Stachelbüschel hat an seiner Basis ein resistentes Gewebe, durch welches die einzelnen Stacheln fest mit einander verkittet werden.

3. Dornsprosse und Ranken. Mit den genannten Sprossen stimmen diejenigen, welche zu Dornen sich umgestalten, insofern überein, als auch sie ihre Blätter verkümmern lassen. Ohnehin fehlt es nicht an Mittelstufen zwischen solchen Sprossen, welche die Funktion der Laubblätter übernehmen, und solchen, die sich zu Dornen ausbilden: Bei manchen ist dies gleichzeitig der Fall. So enden die blattartigen Sprossen von *Ruscus aculeatus* in einen Dorn, und dasselbe ist bei den sonderbaren flachen Sprossen von *Colletia* der Fall. Es fehlt auch hier nicht an Uebergangsformen von normalen Laubsprossen zu Stacheln. Diese finden sich z. B. bei den Pomaceen und Amygdaleen[1]. Die Dornzweige von *Crataegus Oxyacantha* z. B. bilden, ehe sie ihr Wachsthum durch Verdornung ihrer Spitze abschliessen, zuerst einige rudimentäre Laubblätter, die aber bald abfallen, und besitzen an ihrer Basis ein paar Knospen, die im nächsten Jahre zu Kurztrieben auswachsen. Auch andere Zweige (Areschoug's »falsche Kurzzweige«) verdornen, nachdem sie einige Laubblätter producirt haben, deren Achselknospen im nächsten Jahre auswachsen. Schneidet man den Spross, an dem ein normal zum Dorne werdender Crataegustrieb als Seitenzweig steht, rechtzeitig ab, so kann man dadurch den letzteren nöthigen, sich zum Laubtriebe statt zum Dorne auszubilden, und denselben Effekt hat bekanntlich die Kultur hei *Pyrus Malus* und anderen Pomaceen. Wie an den Phyllocladien, wird also auch an den zu Dornen umgewandelten Sprossen die Laubblattbildung rudimentär, bei manchen zu Dornen umgewandelten Sprossen fehlt sogar die Blattbildung vollständig, ähnlich wie bei den nadelförmigen Zweigen von *Asparagus*. Dasselbe gilt für die zu Ranken umgewandelten Sprosse. Bei manchen, wie bei denen von *Vitis* treten noch sehr reducirte Blattgebilde (bei *Vitis* nicht selten auch ein Laubblatt) auf, andere wie die von *Passiflora* entbehren der Blattbildung vollständig.

4. Wurzelähnliche Sprosse. Sprosse, die anscheinend die Funktion von Wurzeln übernommen haben, finden sich in verschiedenen Verwandtschaftskreisen. Selbstverständlich meinen wir darunter nicht die im Boden kriechenden Rhizome, welche entweder selbst mit ihrem Ende nach einiger Zeit über den Boden treten, oder Achselsprosse bilden, welche sich so verhalten. Die Anführung von Beispielen wird am besten diese wurzelähnlichen Sprosse charakterisiren, welche durch Uebergänge mit gewöhnlichen Rhizomsprossen verbunden sind.

Haplomitrium Hookeri, das einzige, beblätterte, aufrecht wachsende Lebermoos besitzt im Unterschiede von den anderen Angehörigen dieser Abtheilung keine Wurzeln (Rhizoïden) ihre Funktionen werden aber (wahrscheinlich) übernommen von den wurzelähnlichen Zweigen, an welchen die Blattbildung kaum angedeutet ist. Neben diesen kommen andere anfangs ebenfalls im Boden wachsende Zweige vor, an deren Spitze sich aber kurze Blättchen befinden, und die später über den Boden treten. Aehnliche wurzelartige Sprosse besitzen auch andere beblätterte Lebermoose[2], z. B. *Sendtnera Sauteriana*. An denselben sind die Blätter häufig so verkümmert, dass eine Blattfläche gar nicht mehr gebildet wird und nur eine wulstige Hervorragung von Zellen, die sämmtlich zu Wurzeln (Rhizoïden) auswachsen, die Stellen ihrer Anlegung andeutet.

---

[1] Vergl. z. B. Delbrouck a. a. O. pag. 97. Areschoug, Beiträge zur Biologie der Holzgewächse. Lund, 1871 (Lunds Universitets Arsskrift, T. XII).

[2] Leitgeb, Unters. über die Lebermoose. III. Heft.

Dieselben Verhältnisse wie bei *Haplomitrium* treffen wir auch bei der sonderbaren *Lycopodiacee* *Psilotum*. Wie *Haplomitrium* ist *Psilotum* wurzellos, die Funktionen der Wurzeln sind auf unterirdische Sprosse übergegangen. Diese kommen hier auch in ganz ähnlichen Modifikationen vor; die einen meist oberflächlich liegenden besitzen an der Spitze eine Anzahl kleiner, chlorophylloser Blattanlagen, und treten später über die Erde. Die anderen, schmächtiger ausgebildet, liegen tiefer in der Erde, von Blättern ist an ihnen mit blossem Auge nichts zu sehen, die Blattanlagen bestehen nämlich nur aus wenigen Zellen. Sprosse der letzteren Art können aber (wie dies wohl auch bei *Haplomitrium* der Fall ist) in die der ersteren übergehen. — Auch für manche Hymenophylleen werden solche wurzelartige Sprosse angegeben, die aber noch genauer zu untersuchen sind.

Wurzellose Samenpflanzen sind zwar ebenfalls einige bekannt (*Wolffia arrhiza*, *Utricularia* etc.) allein diese sind ausschliesslich schwimmende Wasserpflanzen, bei welchen wurzelähnliche Sprosse demgemäss nicht vorkommen.

Wir übergehen die vielfachen, weniger wichtigen, mehr oder weniger metamorphosirten, sonst noch vorkommenden Sprosse, und wenden uns zu den häufigsten und wichtigsten derselben, den Blüthen.

II. Kapitel.

Entwicklungsgeschichte des Sexualsprosses (der Blüthen).

§ 1. Blüthenbildung im Allgemeinen; Blüthenentwicklung der Gymnospermen. Als »Blüthe« im weitesten Sinne haben wir oben einen Sexualorgane tragenden und in Verbindung damit mehr oder weniger umgestalteten Spross bezeichnet. Ein solcher Sexualspross kann in seinen Formverhältnissen mit einem vegetativen Spross entweder ganz übereinstimmen, oder von demselben in verschiedenem Grade abweichen. Beispiele dafür liessen sich schon von den Thallophyten in Mehrzahl anführen, es lässt sich zeigen, wie in den einzelnen Reihen ganz allmählich eine Differenzirung in Bau und Ausbildung der Sexualsprosse gegenüber den vegetativen eintritt (vergl. z. B. das auf pag. 153 über die Sphacelarien-Reihe Angeführte). Dasselbe gilt für die Muscineen. Bei den Lebermoosen z. B. stehen die Sexualorgane auf gewöhnlichen, später vegetativ weiter wachsenden Sprossen, bei *Riccia*; auf wenig modificirten Thalluszweigen, welche aber ausschliesslich Sexualsprosse sind, bei *Aneura*, während bei *Marchantia* Sprosssysteme als Träger der Geschlechtsorgane auftreten und dabei einen sehr eigenartigen Charakter annehmen. Es ist aber auch bei den gestielten Scheiben dieser Pflanzen unschwer zu erkennen, dass sie nur modificirte Vegetationsorgane sind, deren Bau sie der Hauptsache nach noch vollständig zeigen.

Bei den heterosporen Gefässkryptogamen greift die Sexualdifferenz schon auf die Sporen und Sporangien zurück, und wir können dementsprechend auch die Sporangienstände dieser Pflanzen als »Blüthen« bezeichnen, um so mehr, als sie in der That das Prototyp der Blüthen der Samenpflanzen sind. Es sind auch hier deutlich umgebildete Laubsprosse, die sich zu »Blüthen« gestalten. So sitzen bei *Isoëtes* die Sporangien auf der Basis gewöhnlicher Laubblätter. Der Spross, der sie trägt, ist aber nicht ein Sexualspross, sondern wächst später vegetativ weiter, ein Fall, der sich bei den weiblichen Blüthen von *Cycas* wiederholt, nur dass hier die Sexualorgane (die sporangientragenden Blätter, welche wir ganz allgemein als Sporophylle bezeichnen wollen) den Laubblättern gegenüber tiefgreifende Veränderungen erlitten haben.

Meist sind es Blätter der Sexualsprosse, welche, wie in dem eben erwähnten Falle als Träger der Sporangien auftreten, doch können die letzteren wie *Selaginella* zeigt, auch aus der Sprossachse entspringen. Bei den Samenpflanzen werden die den Sporangien homologen Organe als »Pollensäcke« und »Samenknospen« bezeichnet, eine Terminologie, welche in der historischen Entwicklung unserer Kenntnisse begründet ist.

Aus demselben Grunde haben auch die Ursprungsstellen der Sporangien und Samenknospen eine verschiedene Nomenklatur erhalten. Die Ursprungsstellen der Samenknospen werden als Placenten bezeichnet. Viele Farnsporangien z. B. sitzen einem Gewebepolster auf, dieses führt den Namen »Receptaculum,« bei den Hymenophylleen aber, wo die Sporangien an dem verlängerten Blattnerven sitzen, heisst derselbe »Columella« und ebenso wurde auch die Verlängerung des Blattzipfels genannt, an welchem die Sporangien von *Salvinia* sitzen. »Receptaculum,« »Columella« und Placenta der Samenknospen sind aber offenbar analoge Bildungen und es ist eine ganz unnöthige, nur die Uebersicht erschwerende Complication der Terminologie, wenn man die verschiedenen Benennungen beibehält. Im Folgenden soll daher die Ursprungsstätte sämmtlicher Sporangien überhaupt als Placenta bezeichnet werden, wobei bemerkt sein mag, dass meiner Ansicht nach für die Anwendung einer solchen Bezeichnung nur da ein Bedürfniss vorhanden ist, wo die Sporangien auf einer besonders abgegliederten, in Form eines Trägers hervortretenden Ursprungsstätte sitzen. Vielfach nämlich entspringen die Sporangien auch direkt aus dem Stamm- oder Blattgewebe.

Direkt aus dem Sporophyll entspringen z. B. die Sporangien des Farnkrautes *Ceratopteris*, die Makrosporangien (Samenknospen) von *Butomus*, während die von *Taxus*, *Polygonum*, *Peperomia* etc. das Ende einer Sprossachse einnehmen. In all den genannten Fällen ist nach unserer Terminologie eine Placenta nicht vorhanden.

Mit Ausnahme von *Psilotum* und *Selaginella* stellen die Placenten der Gefässkryptogamen, soweit bekannt, Wucherungen der Oberflächenzellen[1]) des Blattes vor, sie bilden bei *Marattia* und *Angiopteris* Längswülste, denen die Sporangien aufsitzen, bei vielen Polypodiaceen sind es rundliche Höcker. Bei den Hymenophyllen dagegen wird die Placenta gebildet von der Verlängerung eines Blattnerven, der über das Blatt hinauswächst. Die Sporangien sind hier um die Placenta herum allseitig vertheilt, und ebenso ist es bei *Salvinia*, wo der Blattzipfel eines Wasserblattes zur Placenta auswächst, aus welcher die Sporangien ebenfalls allseitig vertheilt hervorsprossen. Schon bei den Farnen finden sich also in der Placentenentwicklung bedeutende Differenzen: in den gewöhnlichen Fällen einfache Wucherungen der Oberfläche, in der letztgenannten Neubildungen von anderem Charakter.

Bei den übrigen »Gefässkryptogamen« findet sich eine Placenta in dem oben gebrauchten Sinne nicht. Sie fehlt auch den Samenknospen (Makrosporangien) tragenden Fruchtblättern der Cycadeen, bei welchen die Samenknospen frei am Rande, an Stelle von Fiederblättchen sitzen. Während hei *Cycas*, wie oben erwähnt, die Fruchtblätter im Wechsel mit Laubblättern und Knospenschuppen am

---

[1]) Dies gilt auch für die scheinbar so abweichend gebauten »Sporenfrüchte« der Marsiliaceen. Die Placenten befinden sich hier in Einsenkungen der Oberfläche des fertilen Blatttheiles, deren Mündung aber später verwächst, so dass die Sporangien im Innern von Höhlungen zu entspringen scheinen. Vergl. meinen Aufsatz »Ueber die Frucht von *Pilularia*,« Botan. Zeit. 1882, pag. 771, und die Angaben RUSSOW's in dessen vergl. Untersuchungen.

Hauptstamme auftreten, sind sie bei den anderen Cycadeengattungen auf einer, ihr Wachsthum damit abschliessenden Sprossachse zu einer zapfenförmigen Blüthe vereinigt, deren Fruchtblätter eine viel weiter gehende Umbildung als die von *Cycas* erlitten haben, sie zeigen nicht mehr die Anlage von Fiederblättchen, sondern sind schildförmige gestielte Bildungen. Ihnen ähnlich sind die Sporophylle (Staubblätter) der männlichen Blüthen[1]), hier finden wir aber noch Placentarbildungen ganz ähnlich denjenigen, welche bei manchen Farnen auftreten. An dem jungen Staubblatte von *Zamia muricata* z. B. bildet sich zunächst rechts und links an seinem Grunde je ein Lappen, welchen man vielleicht als ein rudimentäres Fiederblättchen betrachten kann, und auf diesen seitlichen Ausbreitungen entstehen die Placenten als halbkugelige Höcker, deren jeder zwei Mikrosporangien (Pollensäcke) trägt, auf deren Entwicklung bei Besprechung der Sporangienentwicklung zurückzukommen ist.

Die männlichen Blüthen der Coniferen[2]) besitzen solche Placentarbildungen nicht, es sitzen hier die Mikrosporangien der Unterseite des Staubblattes als kleine Kapseln, wie bei den Cupressineen, lange, herabhängende Wülste wie bei den Araucarien auf, oder sie sind in das Gewebe des Staubblattes eingesenkt, wie bei den Abietineen. Die männliche Blüthe besteht hier also aus einer mit Sporophyllen besetzten Sprossachse. Die Sporophylle selbst tragen die Mikrosporangien (2, 3, 4 oder mehr) meist auf der Unterseite stimmen in ihrer Anlage ganz mit Laubblättern überein, weichen aber im fertigen Zustand von denselben oft beträchtlich ab, ähnlich wie dies ja auch bei denen der Farne häufig der Fall ist. So ist bei *Gingko* der Spreitentheil des Staubblattes sehr reducirt, am fertigen Staubblatt nur in Form eines kleinen Knötchens noch wahrnehmbar; bei den Cupressineen pflegt das Staubblatt auf seiner Unterseite eine, dem Indusium der Farne vergleichbare, die Mikrosporangien in ihrer Jugend bedeckende Wucherung zu bilden und wird dadurch schildförmig, während bei *Taxus* die Sporangien wie bei *Equisetum* rings um das Sporophyll vertheilt sind, das Assimilationsparenchym aber überall ganz oder grösstentheils fehlt.

Die kleinen Formverschiedenheiten fallen indess wenig ins Gewicht dem merkwürdigen Verhalten der weiblichen Blüthen gegenüber. Einfache Ausbildung derselben treffen wir noch bei den Araucarien: die Samenknospen sind in Ein- oder Mehrzahl auf der Oberseite der Sporophylle inserirt, welche an einer Spindel stehen und mit derselben die weiblichen Blüthenzapfen zusammensetzen. Eine weibliche Blüthe von *Dammara* z. B. construirt man im Wesentlichen richtig, wenn man sich die Sporangien einer *Lycopodium*-Sporangiumähre durch Samenknospen ersetzt denkt. Eine Complication tritt bei anderen Formen insofern ein als auf dem Sporophyll oberhalb der Samenknospen ein Auswuchs entsteht, der bald nur als häutiger Saum (wie bei *Cunninghamia)*, bald als massive, aber von dem Sporophyll (der »Samenschuppe«) nicht abgegliederte Wucherung wie bei den Cupressineen, bald als schuppenförmige Bildung auftritt, wie z. B. bei *Cryptomeria japonica*. Die Samenknospen stehen in dem erwähnten Falle entweder auf der Zapfenschuppe oder wie bei den Cupressineen auf einer kleinen placentaren Wucherung in der Achsel derselben. Am eigenthümlichsten aber ausgebildet ist die Placenta bei den Abietineen, wo sie in Form einer, die eigentlichen Zapfenschuppen verdeckenden und überragenden Bildung auftritt. Die Zapfen, welche als weibliche Blüthen zu betrachten sind, werden also gebildet von einer Spindel, an welcher rings zahlreiche, grosse Schuppen sitzen, welche auf ihrer Oberseite je zwei Samen tragen. Diese Schuppen, die Samenschuppen, entsprechen aber nicht den samentragenden Schuppen z. B. von *Damara*. Untersucht man nämlich die Zapfen z. B. der Kiefer oder der Fichte genauer, so findet man unterhalb jeder Samenschuppe eine kleine Schuppe, die Deckschuppe, aus deren Achsel, resp. deren Basis die Samenschuppe entspringt. Ueber das Verhältniss beider klärt die Entwicklungsgeschichte auf (Fig. 56). Sie mag an der Tanne geschildert werden[1]). Die Knospe, aus der ein weiblicher Blüthenzapfen hervorgeht, unterscheidet sich anfangs nur wenig von einer Laubknospe. Sie steht in der Achsel eines Laubblattes (einer »Nadel«) auf der Oberseite eines Zweiges und ist, wie die Knospen, die sich im nächsten Frühjahr zu neuen Trieben entfalten, mit Knospenschuppen bedeckt. Wie die Laubknospe erzeugt der von den Knospenschuppen umschlossene dicke Vegetationskegel eine Anzahl von Blattanlagen. Diese Blattanlagen, deren Jugendstadien ganz mit denen der Laubblätter (»Nadeln«) übereinstimmen, bilden sich aber nicht zu Laubblättern, sondern zu den oben erwähnten Deckschuppen (d Fig. 56) aus, die ziemlich klein bleiben. Nach einiger Zeit (Anfang Oktober) findet man auf der Basis jeder Schuppe eine halbkugelige Anschwellung (p Fig. 56). Dies ist die Anlage der Samenschuppe auf welcher später die Samenknospen entspringen. Würde die Samenschuppe auf diesem Zustande verharren, so würde ohne Weiteres in die Augen springen, dass sie nichts anderes ist als eine Placentarbildung, die ganz übereinstimmen würde mit den Placentarhöckern mancher Farnkräuter oder denjenigen, auf welchen die Mikrosporangien der Cycadeen entspringen. Statt dessen aber bildet sich die lacenta hier, wenn die Weiterentwicklung im Mai des nächsten Jahres beginnt

---

[1]) Ueber die Blüthenentwicklung der Cycadeen ist zu vergleichen: WARMING, bidrag til Cycadernes naturhistoire. Overs. over de Kgl. d. Vidensk. Selsk. For. 1879; TREUB, Récherches sur les Cycadées. ann. du jard. bot. de Buitenzoorg. 1881. II. Bd.

[2]) STRASBURGER, Die Coniferen und Gnetaceen. Jena, 1872. Ders., Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena, 1879. Vergl. die Darstellung und weitere Literaturangaben in GOEBEL, Grundzüge der Systematik etc. pag. 357 ff.

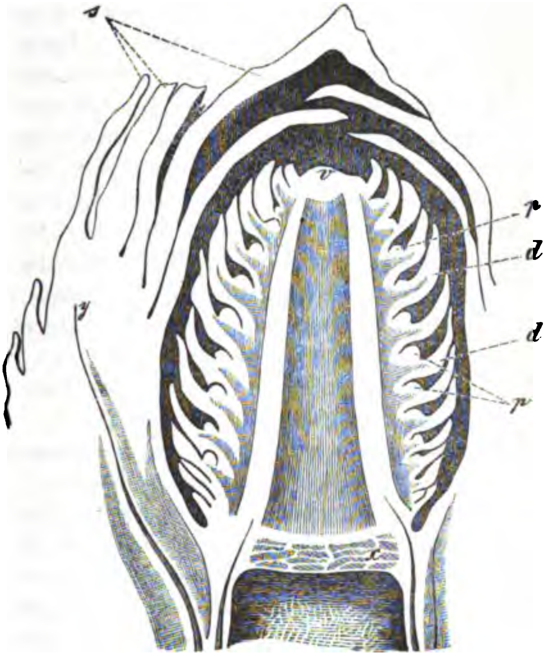


Fig. 56. (B. 377.)

Längsschnitt durch eine junge weibliche Blüthe von *Abies pectinata* (nach SCHACHT) am 6. Nvbr. In der Achsel der Deckschuppen (d) haben sich die Anlagen der Samenschuppen (= Placenten) p gebildet. s Knospendeckschuppen, unter deren Schutz die Blüthenanlage überwintert, sie stehen auf einer becherförmigen Achsenwucherung (Cupularbildung), wie sie auch an den Laubknospen der Tanne regelmässig auftritt. x das Gewebe, welches im Marke die Grenze zwischen dem Stengelglied des vorigen Jahres und dem Blüthenzapfen bildet.

---

[1]) Man vergl. die freilich nicht ganz zutreffende Schilderung bei SCHACHT, Beiträge zur t. und Physiol. der Gew. pag. 182. ff.

zu der schuppenförmigen Bildung aus, welche viel grösser wird, als die Deckschuppe, und die letztere ganz verdeckt. Auf der Basis der Samenschuppe entspringen die Samenknospen, welche anfangs aufrecht stehen, später so umgelegt werden, dass ihre Mikropyle nach unten, gegen die Zapfenspindel hin gerichtet ist. Die eigenthümliche Ausbildung steht hier in Beziehung zur Bestäubung[1]), die aber bei den verschiedenen Arten schon deshalb eine verschiedene ist, weil die Samenschuppen zur Bestäubungszeit nicht überall das gleiche Verhältniss zur Deckschuppe zeigen. Bei den *Pinus*-Arten sind die Samenschuppen um diese Zeit schon viel grösser als die Deckschuppen; sie leiten die Pollenkörner an ihren Bestimmungsort, die letzteren gleiten nämlich an den aufgerichteten Samenschuppen zu beiden Seiten ihres mittleren Kieles hinab und gelangen so an die Mikropyle der Samenknospe, während bei *Abies excelsa*, *Larix* etc., wo die Samenschuppen zur Bestäubungszeit noch kleiner sind als die Deckschuppen, die letzteren die Leitungswege für die Pollenkörner bilden, während die Samenschuppen nur eine sekundäre Rolle dabei spielen: auf dem letzten Theil des Weges die Pollenkörner veranlassen zu den Samenknospen hinabzugleiten. Nach der Befruchtung aber vergrössern sich die Samenschuppen sehr bedeutend und schliessen die Samen dicht ein: erfüllen also hier denselben Zweck, den die erst nach der Befruchtung auftretende Wucherung der Cupressineendeckschuppe hat. In den beiden Funktionen: einerseits die Samenknospen zu schützen und andererseits die Leitung der Pollenschläuche zu den ersteren zu sichern stimmen die Samenschuppen mit den Fruchtknoten der Angiospermen überein, mit denen sie aber morphologisch nichts zu thun haben.

Uebrigens ist zu bemerken, dass die Samenschuppen mit den Deckschuppen zwar überall an ihrer Basis zusammenhängen, dass sie aber nicht überall als Excrescenzen der Deckschuppen aufgefasst werden können. Wenigstens für *Pinus Pumilio* zeigen STRASBURGER's Angaben und Zeichnungen (Coniferen, Tafel V. Fig. 4 u. 5, pag. 50), dass die Samenschuppen in der Achsel der Deckschuppen entspringen, also auch das Gewebe der Blüthenachse an ihrer Bildung theilnimmt, worüber wir uns um so weniger verwundern können, als bei den Cupressineen die Placentar-Wucherung ja ebenfalls in den Achseln der Deckschuppen steht. Zu demselben Resultate gelangte auch ich bei Untersuchung von Zapfen von *Pinus Pumilio* im Mai. Ohne Zweifel betheiligen sich, diesen älteren Stadien nach zu urtheilen, neben dem Gewebe der Deckschuppenbasis auch Zellen der Blüthenachse, die über der Blattinsertion liegen. Es ist die Stellung der Placenten hier eine ganz ähnliche, wie die der Achselsprosse, die ja bald ausschliesslich auf der Blattbasis, bald in dem Winkel zwischen Deckblatt und Stengelvegetationspunkt entspringen.[2]) Diese Thatsache, sowie diejenige, dass im Verwandtschaftskreis der Lycopodinen bei *Lycopodium* die Sporangien an der Blattbasis, bei *Selaginella* oberhalb derselben aus der Sprossachse entspringen, zeigt uns, dass wir derartigen kleinen Ursprungsdifferenzen kein Gewicht beilegen dürfen.

Es hat die Samenschuppe bei *Pinus* anfangs die Form eines abgerundeten und abgeflachten queren Walles, dessen Vegetationspunkt in der Mitte als kleine Erhöhung sichtbar ist. Die Spitze der Samenschuppe wird aber später durch das überwiegende Wachsthum der der Deckschuppe zugekehrten Seite auf die Innenseite (Oberseite) der Samenschuppe verschoben. Sie bildet schliesslich einen gestreckten, der Oberseite der Samenschuppe aufsitzenden Kiel. Frühe schon tritt seitlich von demselben je eine Samenknospe auf. Allmählich gewinnt dann die Samenschuppe ihre bedeutende, diejenige der Deckschuppe weit übertreffende Grösse. Sie erhält auch ein besonderes, von dem der Deckschuppe getrenntes Gefässbündelsystem, während jene kleineren Auswüchse z. B. auf der Deckschuppe von *Araucaria* nur einen Ast von dem in die Schuppe eintretenden Bündel erhalten. — Vergleichen wir also die männlichen und weiblichen Blüthen der Abietineen, so entsprechen den Staubblättern der männlichen Blüthen die Deckschuppen der weiblichen Blüthenzapfen, während die Samenschuppen der letzteren eigenartig entwickelte Placentarbildungen sind.

---

[1]) Vergl. STRASBURGER, Coniferen. pag. 268 ff.

[2]) Von einigen Morphologen wird die Samenschuppe in der That auch für einen metamorphen Achselspross gehalten.

Es ist hier nicht der Ort, die Blüthenbildung der Coniferen ausführlich zu besprechen, es sei hier nur noch erwähnt, dass bei den Taxineen die weiblichen Blüthen meist nicht die Zapfenform der oben besprochenen Beispiele besitzen, in der Gattung *Taxus* selbst wird die weibliche Blüthe gebildet aus einem einzigen Makrosporangium (Samenknospe), das den Abschluss eines kleinen Sprosses bildet, welcher unterhalb der Samenknospe mit einer Anzahl Schüppchen besetzt ist. Es ist das eine Blüthenform, welche von den Sporangienständen der Gefässkryptogamen viel mehr abweicht, als die oben erwähnten Formen.

§ 2. Blüthenentwicklung der Angiospermen. So verschieden nach dem im vorigen Paragraphen Mitgetheilten die Blüthengestaltung der Gymnospermen ist, so wenig tritt uns doch in derselben eine wesentliche Differenz den Sporangienständen der Gefässkryptogamen gegenüber entgegen. Anders bei den Angiospermen, bei welchen die Blüthen eine viel mannigfaltigere, eigenartigere und bei den einzelnen Formenkreisen viel grössere Differenzen bietende Ausbildung erfahren. Die Untersuchung derselben hat auch hier auszugehen von den »typischen« Fällen, d. h. denjenigen, in welchen die Blüthenbildung in ihrer grössten Vollkommenheit auftritt. Daran schliessen sich dann vereinfachte Gebilde an, auf welche die den vollkommneren entnommene Definition nicht mehr passt. Halten wir uns aber zunächst an die letzteren, so finden wir den zur Blüthe umgestalteten Spross ausgestattet mit »Sporophyllen«, d. h. den Trägern der Mikrosporangien oder Pollensäcke, den Staubblättern, und denen, welche die Makrosporangien oder Samenknospen einschliessen, den Fruchtblättern oder Carpellen. Die letzteren bilden durch »Verwachsung der Ränder einer oder mehrerer Fruchtblattanlagen« im Gegensatz zu den Gymnospermen, ein Gehäuse (den Fruchtknoten), welches die Samenknospen einschliesst, dessen Besitz die Angiospermen (»Bedecktsamigen«) am augenfälligsten von den Gymnospermen (den »Nacktsamigen«) unterscheidet. In einer typischen Blüthe finden sich ausser den Sporophyllen unterhalb derselben noch Blattgebilde, welche ganz allgemein als »Perigon« bezeichnet werden können. Es ist dasselbe bei einer normalen Dikotylen-Blüthe, zusammengesetzt aus einem äusseren, aus grün gefärbten Blättern bestehenden Blattwirtel, dem Kelch, dessen hauptsächliche Funktion der Schutz der jungen Blüthenknospe ist, und einem inneren, der Blumenkrone, deren lebhafte nicht grüne (gelbe, rothe, blaue etc.) Färbung die Blüthen für die die Bestäubung vermittelnden Insekten auffällig macht.

Bei vielen Blüthen fehlt aber das Perigon ganz und sind nur Staub- und Fruchtblätter oder nur eine dieser Formationen vorhanden, und auch von diesen oft nur ein einziges Blattgebilde; so z. B. bei den weiblichen Blüthen von *Arum maculatum* nur ein Fruchtblatt, bei den männlichen von *Callitriche* nur ein Staubblatt (Fig. 57).

Indem wir die eben kurz angedeuteten allgemeinen Bauverhältnisse der Blüthen als bekannt voraussetzen, gehen wir über zu der Entwicklung derselben.

Die Eigenthümlichkeiten der Blüthenentwicklung sind darauf zurückzuführen, dass die Blüthe ein Spross ist, der in normalen Fällen sein Wachsthum abschliesst. In Folge davon spielt hier der Vegetationspunkt selbst eine ganz andere Rolle, als bei der vegetativen Sprossbildung, er ist häufig nicht nur wie dort als Erzeuger und Träger der Seitenorgane von Bedeutung, sondern wird mit in die Blüthengestaltung selbst hereingezogen. Er vertieft sich z. B. in vielen Fällen schüsselförmig, oder höhlt sich aus und bildet die Wand unterständiger Fruchtknoten etc. Oder falls eine solche Gestaltveränderung nicht eintritt, so kommt es doch sehr häufig vor, dass der Vegetationspunkt zur Bildung der Sporophylle so verbraucht wird, dass er in der Mitte der Blüthe nicht mehr gesondert hervortritt, sondern die Lage desselben nur noch geometrisch bezeichnet werden kann. In einigen Fällen ist selbst dies nicht mehr möglich, dann nämlich, wenn zur Bildung eines einzelnen Staub- oder Fruchtblattes der ganze Vegetationspunkt verbraucht wird, also eine sogenannte terminale Anthere resp. Fruchtblatt zur Entwicklung gelangt, die nichts anderes ist als die Fortsetzung der Blüthenachse selbst (vgl. Fig. 57).

So ist es nach MAGNUS bei *Najas* und *Zanichellia*, deren männliche Blüthen ein einziges, genau die Verlängerung der Blüthenachse bildendes Staubblatt besitzen, und ähnlich verhält sich nach KAUFFMANN *Casuarina*. Wenn EICHLER hier sich gegen die axile Natur der Anthere ausspricht, »um so mehr als schon die auf Rücken- und Bauchseite differente Ausbildung der Anthere deutlich auf die Blattnatur hinweist«, so ist dies kein stichhaltiger Grund, da wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, zahlreiche Achsenorgane eine differente Ausbildung von Rücken- und Bauchseite zeigen, oder mit anderen Worten dorsiventral sind.

Man hat auch sonst vielfach derartig entstehende Antheren als Stengelorgane betrachtet, und wenn man will, kann man dies ja auch thun, da auf den Namen am Ende sehr wenig ankommt. Die Terminalstellung allein berechtigt uns dazu aber noch nicht. Denn der Satz, dass Blattgebilde stets seitlich am Vegetationspunkt entstehen, ist nichts weiter als ein Erfahrungssatz, der in der vegetativen Region allerdings überall zutrifft, soweit man bis jetzt darüber unterrichtet ist. Irgend welche aus einer tieferen Einsicht in die Natur der Blattbildung begründete Erklärung dieses Erfahrungssatzes besitzen wir nicht, und seine Allgemeinheit hört desshalb in dem Augenblicke auf, wo mit Sicherheit eine entgegenstehende Beobachtung gemacht wird. Solche finden wir nun bei den Blüthen, zumal mit allen Uebergangsbildungen von seitlicher zu terminaler Stellung. Z. B. bei den Centrolepideen. Nach HIERONYMUS besitzt *Brizula* männliche Blüthen mit nur je einem terminalen Staubblatt. *Centrolepis* dagegen besitzt Zwitterblüthen, die aus einem Staubblatt und einem Carpell bestehen, das eine Staubblatt beansprucht aber zu seiner Bildung soviel Areal des Vegetationspunktes, dass dieser auf die Seite des Staubblattes gerückt erscheint. Von hier aus ist nur noch ein kleiner Schritt zu der völligen Inanspruchnahme des Vegetationspunktes durch die Staubblattbildung. Es ist dabei auf die pag. 183 und 184 gegebenen Ausführungen zu verweisen, und daran zu erinnern, dass ja auch in anderen Fällen der Vegetationspunkt selbst zur Bildung von Organen verwendet wird. Das erste Antheridium in einem Antheridienstande von *Fontinalis* ist terminal, die anderen entstehen unterhalb desselben, also seitlich, unterscheiden sich aber in nichts von dem ersten. Bei der Blüthenbildung aber tritt, wie namentlich die Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens zeigt, die Differenzirung von Sprossachse und Blatt überhaupt vielfach zurück, die plastische Masse des Vegetationspunktes selbst erfährt bestimmte Formveränderungen, die sonst von Ausgliederungen des Vegetationspunktes übernommen werden. Die Differenz in der Auffassung dieser Verhältnisse rührt meist von einer Differenz der Fragestellung her. In phylogenetischem Sinne kann man — obwohl Sporangien wie bei *Psilotum* und *Selaginella* ja auch auf Sprossachsen auftreten können — auch die terminalen Antheren als »Blätter« bezeichnen, in ontogenetischem Sinne wird die Frage gegenstandslos, wenn man zugiebt, dass soweit unsere gegenwärtigen Hilfsmittel reichen, die Differenzirung von Stengel und Blatt in der Blüthe vielfach unkenntlich wird. Von Interesse ist uns in diesem Sinne eben das »Wie« des Vorgangs, der Name aber von untergeordneter Bedeutung, Sache der Zweckmässigkeit und Convention. Je nach dem Gesichtspunkt, den man in letzterer

Beziehung in den Vordergrund stellt, mag man also die terminalen Antheren »Phyllome« oder »Caulome« nennen[1]).

Derartige Fälle bilden indess bei weitem nur die Minderzahl, gewöhnlich sehen wir die Blüthenblätter (Perigon und Sporophylle) wie beim vegetativen Spross als Seitensprossungen am Vegetationspunkt auftreten.

Eine andere Schwierigkeit für die Abgrenzung des Begriffes Blüthe liegt darin, dass es vielfach Blüthenstände giebt, welche Einzelblüthen in ihrem Habitus oder ihrer ganzen Ausbildung gleichen. So werden z. B. die Blüthenköpfe der Compositen im gewöhnlichen Leben als Blüthen bezeichnet, und sie sind dies auch im biologischen Sinn, was am deutlichsten bei den Formen hervortritt, deren Randblüthen strahlenförmig ausgebildet sind, und so Blumenblättern gleichen, während die unscheinbaren »röhrenförmigen« Blumenkronen der Scheibenblüthen nur wenig hervortreten. Ist es hier nur die oberflächliche Betrachtung, welche einen solchen Blüthenstand für eine Blüthe halten kann, so geht in andern Fällen die Uebereinstimmung beider Bildungen viel weiter, dann nämlich, wenn die Einzelblüthen einer solchen Inflorescenz sehr reducirt sind. So stehen auf dem flachen, dorsiventralen Blüthenkolben von *Zostera* auf einer Seite abwechselnd eine Anzahl von Staubblättern und Fruchtblättern, und wenn man nur diese Form selbst ins Auge fasst, so wäre sie, trotz der eigenthümlichen Stellung der Staub- und Fruchtblätter als »Blüthe« zu bezeichnen. Der Vergleich mit verwandten Formen zeigt uns aber, dass die »Blüthenkolben« von *Zostera* vielmehr als Inflorescenzen zu betrachten sind, deren männliche Blüthen je auf ein Staubblatt, die weiblichen je auf ein Fruchtblatt reducirt sind.

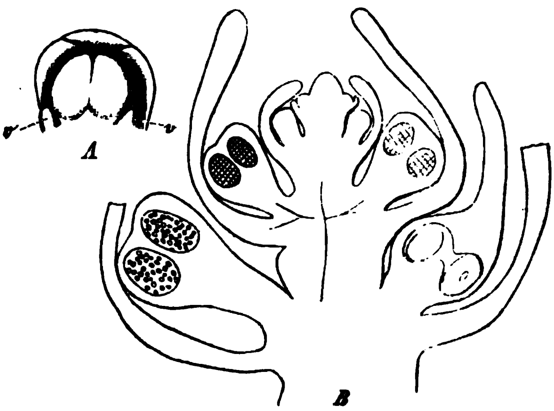


Fig. 57. (B. 378.

Callitriche verna. A männliche Blüthe (nur aus einem Staubblatt bestehend) mit ihrem Deckblatt von innen (der Inflorescenzachse aus) v Vorblätter derselben. B Längsschnitt durch eine Inflorescenz rechts unten eine weibliche Blüthe, die Achselsprosse der Inflorescenz werden zu einem »Staubblatt«.

Noch blüthenähnlicher sind die Theilinflorescenzen von *Euphorbia,* welche man als »Cyathium« bezeichnet, sie wurden früher (und theilweise noch jetzt) für Blüthen gehalten, mit denen sie auch im Habitus ganz übereinstimmen. Denn man findet im Innern einer aus fünf nach Art einer gamopetalen Corolle »verwachsenen« Blättern gebildeten perigonähnlichen Hülle zahlreiche, in fünf, den freien Blattspitzen des »Perigons« opponirte Bündel angeordnete Staubblätter und einen oberständigen gestielten aus drei Fruchtblättern gebildeten Fruchtknoten. Entwicklungsgeschichte[1]) wie Vergleich mit andern Pflanzen dieser Familie ergeben, dass dies Gebilde als eine Inflorescenz zu bezeichnen ist. Die erstere zeigt, dass die das Involucrum der Inflorescenz zusammensetzenden Blattanlagen succedan entstehen, und gleichzeitig mit jedem eine Staubblattanlage, ganz ähnlich wie in vielen andern Fällen Deckblatt und Achselspross als einheitliche Bildung angelegt werden (vergl. pag. 194 ff.), aus welcher dann erst später die beiden, an ihrer Basis zusammenhängenden Anlagen gesondert hervortreten. Die Staubblattanlagen innerhalb jeder Gruppe stehen in zickzackförmiger Anordnung, indem je eine am Grunde der nächst älteren entspringt.[2]) Demgemäss erscheint es am Natürlichsten, jedes einzelne *Euphorbia*-Staubblatt als reducirte männliche Blüthe aufzufassen, den »oberständigen« Fruchtknoten als weibliche Blüthe und das »Perigon« als Involucrum der Inflorescenz.[3])

---

[1]) Dass der hier vertretene Standpunkt sehr wesentlich abweicht von dem HANSTEIN's (Beiträge zur allgemeinen Morphologie der Pflanzen, pag. 90 ff.) geht schon aus dem im allgemeinen Theile über die Metamorphosenlehre Gesagten hervor, obwohl ich mich dem Satze »das Bestreben jedes Organ der Blüthe (oder der Pflanze überhaupt) einem dieser Begriffe (Thallom, Phyllom etc.) unterzuordnen, kann sich nur auf die irrige Voraussetzung stützen, dass die Pflanzennatur ihre Organe nur nach begrifflich trennbaren und bestimmbaren Kategorieen schaffe und schaffen könne« (a. a. O. pag. 91) von anderen Erwägungen ausgehend anschliesse.

Den oben erwähnten Beispielen von abweichender oder zweifelhafter Blüthenbildung liessen sich leicht noch weitere anreihen, sie bilden aber immerhin bei weitem die Minderzahl gegenüber den »normalen« Fällen. In diesen erscheint der Blüthenvegetationspunkt meist als flach gewölbter Hügel, dessen unterer Theil sich zum Blüthenstiele streckt. Auf dem oberen, breiteren Theile der Blüthenanlage treten die Blattgebilde derselben hervor. Die Reihenfolge derselben soll zunächst erörtert werden.

Vielfach, z. B. bei den Blüthen der meisten Monokotyledonen, den acyklischen Blüthen und vielen andern ist dieselbe die gewöhnliche »progressive« oder »akropetale«. Es treten zuerst die Kelch-, dann die Kronen-, Staub- und Fruchtblätter auf, die Blüthenachse selbst bleibt dabei verkürzt,[4]) es bilden sich keine Internodien zwischen den einzelnen Blattwirteln (resp. bei acyklischen Blüthen, Blättern); in Folge davon treten die Niveau-Differenzen in der Insertion der Blüthen-Blattgebilde wenig hervor, die jüngsten derselben erscheinen gewöhnlich als die innersten, nicht wie am Laubspross als die höchsten. Anders natürlich, wenn sich die Blüthenachse schlank kegelförmig erhebt, wie bei vielen Ranunculaceen (sehr auffallend z. B. bei *Myosurus).* Mit dieser Anlegungsfolge stimmt die Ausbildungsfolge der angelegten Organe meist nicht überein. Namentlich ist es ein sehr gewöhnliches Vorkommen, dass die Blumenblätter in ihrem Wachsthum hinter den Staubblättern anfangs zurückbleiben, so dass es bei ungenauer Betrachtung den Anschein hat, als wären jene noch gar nicht vorhanden. Bei ***Erodium cicutarium*** z. B. sind die Blumenblätter, wenn die Staubblattanlagen schon ziemliche Entwicklung erreicht haben, noch kaum wahrnehmbare Höcker. Kurz vor dem Aufblühen zeigen die Blumenblattanlagen dann ein rasches Wachsthum, das sie ihrer definitiven Grösse entgegenführt.

Erfolgt dies Zurückbleiben auf einem sehr frühen Stadium, so werden die Anlagen noch gar nicht als Höcker wahrnehmbar, wohl aber durch Untersuchung der Zellenanordnung nachweisbar sein. Es ist möglich, dass hierauf Störungen in der »akropetalen« Anlegungsfolge zurückzuführen sind, wie sie z. B. KÖHNE für *Cuphea*[5]) beschrieben hat. Es entstehen hier zuerst die Kelchblätter (— in absteigender Richtung, umgekehrt wie bei den gleich zu erwähnenden Papilionaceen —) dann die beiden Fruchtblätter, der innere, der äussere Staubblattkreis und dann erst die Blumenblätter. — Andererseits zeigen uns aber auch zahlreiche Beispiele, dass die akropetale Organanlage durchaus nicht immer festgehalten wird, so bei den unten zu erwähnenden Cistineen und Cacteen und es ist schon *a priori* wahrscheinlich, dass von dem Zurückbleiben der Blumenblattanlagen bis zu der Thatsache, dass sie wirklich später angelegt werden, als die Staubblätter, alle Uebergangsstufen sich finden werden.

---

[1]) Dieselbe ist besonders eingehend von WARMING untersucht worden, vergl. die Abhandlung desselben über Pollen bildende Phyllome und Caulome, pag. 34 ff. und die dort citirte Literatur (HANSTEIN, bot. Abh. II, 2).

[2]) Hier, wie in manchen andern Fällen ist dies freilich, namentlich bei den später auftretenden Staubblattanlagen kaum mit Sicherheit festzustellen, und die Möglichkeit, dass die Staubblätter auf einem gemeinsamen Podium entstehen, ist nicht ausgeschlossen (wie dies z. B. bei den *Aristolochia*-Blüthen der Fall ist, die in Mehrzahl in einer Blattachsel stehen.)

[3]) Die zwischen den Gruppen männlicher Blüthen stehenden häutigen Schuppen lassen wir hier unberücksichtigt.

[4]) Bei einigen Capparideen u. a. ist das Gynaeceum lang gestielt, hier hat sich die Region der Blüthenachse zwischen Gynaeceum und Androeceum zu einem Internodium gestreckt.

[5]) KÖHNE, Bemerkungen über die Gattung Cuphea. Bot. Zeit. 1873.

Eine Modifikation der progressiven Entwicklung findet sich in solchen Fällen, in denen die Anlegung der Blüthenblattgebilde nicht nach allen Seiten hin gleichmässig fortschreitet, sondern von einer Kante der Blüthenachse hin gegen die entgegengesetzte, ein Verhalten, das sich auch bei manchen Inflorescenzen (z. B. *Trifolium pratense)* findet. In den Blüthen kann dies entweder bei sämmtlichen oder nur bei einzelnen Blattkreisen der Fall sein.[1]) Beispiele für das erstgenannte Verhalten sind nur für Seitenblüthen bekannt.

In den genauer untersuchten Fällen macht sich diese symmetrische, nicht radiäre Entwicklungsfolge schon in der Gestalt des Blüthenvegetationspunktes geltend, so z. B. bei *Reseda*. Während bei Blüthen mit allseitig gegen die Spitze hin fortschreitender Organanlage der Vegetationspunkt auch schon vor der Anlage der Blattgebilde nach allen Seiten hin gleichgeformt, d. h. radiär ist, hat er bei *Reseda* und in andern Fällen symmetrische Gestalt, er ist auf der der Inflorescenzachse zugewendeten Seite höher als auf der ihr abgewendeten. Diesem Bau entspricht auch die Entwicklungsfolge der Kelch- und Kronenblätter.[2]) Die ersten Kelchblätter treten auf der der Inflorescenzachse zugewendeten Seite auf, ihnen folgen nach vorne hin fortschreitend die weiteren Kelchblattanlagen und ebenso ist es mit den Kronen- und Staubblättern (und zwar tritt das erste Staubblatt schon auf, noch ehe die sämmtlichen Kronenblätter gebildet sind), auf die Anordnung der letzteren wird unten noch zurückzukommen sein.

Eine ähnliche ungleichseitige Entwicklungsfolge finden wir bei den Papilionaceenblüthen,[3]) nur dass hier umgekehrt die Entwicklung von vorn nach hinten, gegen die Inflorescenzachse hin fortschreitet. Es liegt hier aber wie es scheint, nur eine ungleichseitige Entwicklung vor, wobei aber die tiefer stehenden Blattkreise doch immer früher entstehen, als die höher stehenden, indess dürften von letzterem Verhalten wohl auch hier schon Ausnahmen sich finden; jedenfalls kennen wir derartige Vorkommnisse, von dem oben erwähnten bei *Reseda* abgesehen, noch bei andern Pflanzen, wie den Lentibularieen.[4]) Wir finden auch hier schon vor dem Auftreten der Blattgebilde eine Förderung der einen Seite des Blüthenvegetationspunktes auftreten, und auf dieser Seite treten auch Kelchblätter, Kronenblätter und Staubblätter von *Pinguicula vulgaris* zuerst auf, während auf der andern Seite die Kelchblattanlagen noch nicht sichtbar sind. Auch bei *Utricularia* entsteht der obere Theil der Blumenkrone erst **nach** der Anlegung der (in Zweizahl auf der geförderten Seite gebildeten) Staubblätter.

---

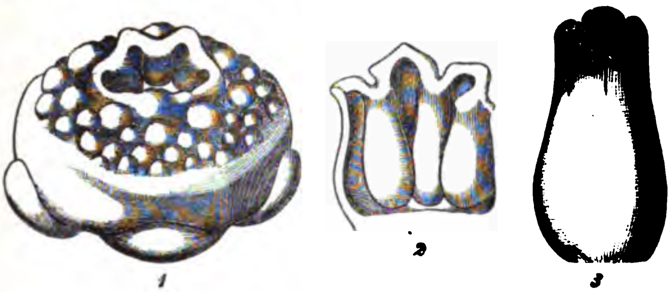
[1]) Letzteres gilt z. B. für die Entwicklung des Kelches von *Symphoricarpus*. Nach PAYER's Figuren ist (entgegen den Angaben im Text) die Reihenfolge die, dass zuerst das dem Tragblatt gegenüberstehende Kelchblatt, dann von hier aus fortschreitend die seitlichen entstehen (Taf. 128, Fig. 3, 4, 5); ähnlich ist es nach BUCHENAU bei dem Hüllkelch von *Lagascea*. Ferner erscheinen nach PAYER u. HOFMEISTER bei *Begonia*-Arten, z. B. *Begonia xanthina* HOOK. (vergl. die Fig. 87 in HOFMEISTER, Allg. Morphologie) die Staubblattanlagen viel früher auf einer Seite der Blüthenachse als auf der andern.

[2]) Vergl. PAYER a. a. O. pag. 193. Taf. 39; GOEBEL, Botan. Zeit. 1882. pag. 388 ff.

[3]) Vergl. PAYER a. a. O. pag. 517. HOFMEISTER, Allg. Morphol. pag. 464. FRANK, Ueber Entwicklung einiger Blüthen in PRINGSHEIM's Jahrbüchern X. pag. 205 ff.

[4]) BUCHENAU, Morphol. Studien an deutschen Lentibularieen. Bot. Zeit. 1865.

Eine andere sehr häufige Formänderung des Vegetationspunktes ist die, dass er ganz oder theilweise becherförmig wird. Letzteres ist der Fall z. B. bei vielen Rosaceen. Nach Anlage der Kelchblätter erhebt sich die Insertionszone derselben wallartig, es bildet sich um die Mitte des Blüthenbodens ein Ringwall, dessen Basis Vegetationspunkt-Charakter trägt, auf dem nun Kron- und Staubblätter entstehen, während die Fruchtblätter auf einer centralen Erhebung des Blüthenvegetationspunktes hervorsprossen. Die Entwicklungsfolge schreitet also in einer Blüthe von *Rubus* z. B. in zwei differenten Richtungen vor: einerseits entstehen neue Staubblattanlagen in gegen den Grund des peripherischen Ringwalles fortschreitender Reihenfolge, andererseits neue Fruchtblattanlagen gegen den Scheitel der Blüthenachse hin. Wir haben hier also zwei Zonen der Blüthenachse, welche Vegetationspunkt-Charakter tragen, und dadurch unterscheidet sich eine derartige Blüthe z. B. von der einer Composite, bei welcher sich der Blüthenvegetationspunkt ebenfalls becherartig vertieft, die Entwicklungsfolge der Blattorgane aber die gewöhnliche ist, obwohl der Ausdruck »acropetal« auch hier eigentlich nicht zutreffend ist, da der Blüthenvegetationspunkt hier die tiefste Stelle des Bechers einnimmt. — War es bei den Rosaceen ein **intercalarer** Vegetationspunkt unterhalb der Kelch- und Kronenblätter, auf dessen Auftreten die scheinbar geänderte Reihenfolge im Auftreten des Blüthenblattgebildes beruht, so ist es in andern Fällen ein oberhalb der Kelch- (und Kronenblätter) liegender intercalarer Vegetationsgürtel, der in die Erscheinung tritt. So bei Cistineen und Cacteen. Bei ersteren (vergl. Fig. 58, 1) sind die erst auftretenden Staubblattanlagen von den Kelch- und Blumenblattanlagen durch einen ziemlich breiten Gürtel des Blüthenvegetationspunktes getrennt, der sich nun in nach unten absteigender Reihenfolge mit Staubblattanlagen bedeckt, und ähnlich verhalten sich die Cacteen[1]) (Fig. 59), während es bei andern Pflanzen nur bestimmte, oft besonders individualisirte Zonen des Blüthenbodens sind, welche Staubblattanlagen produciren, eine Thatsache, auf welche unten, bei Besprechung der »zusammengesetzten Staubblätter« noch zurückzukommen sein wird.



(B. 379.) Fig. 58.

Blüthenentwicklung von *Cistus populifolius* (nach PAYER). Bei 1 eine Blüthenknospe, welche die absteigende Entwicklungsfolge der Staubblätter zeigt, die ersten entstehen unmittelbar unterhalb des, die höchste Stelle einnehmenden Fruchtknotens. 2 Halbirter Fruchtknotenbecher. 3 Fruchtknoten.

Hier, wo wir es nur mit den allgemeinsten Entwicklungsvorgängen der Blüthenanlagen zu thun haben, sind noch die **Veränderungen**, welche in den Symmetrieverhältnissen derselben auftreten, zu erwähnen.

---

[1]) Es bildet sich bei *Epiphyllum truncatum* unterhalb der Fruchtblattanlagen zunächst ein (aus zahlreichen Staubblättern bestehender Staubblattkreis, dem sich in absteigender Folge weitere anschliessen.

Wir finden bei den Blüthen dieselben Symmetrieverhältnisse, wie sie oben (pag. 142) für die Pflanzen ganz allgemein geschildert wurden, können also auch hier zwischen radiärer, symmetrischer (bilateraler) und dorsiventraler Ausbildung unterscheiden. Besonderheiten treten bei der Blüthe nur insofern auf, als die Blüthen-Blattgebilde häufig alle auf annähernd gleicher Höhe stehen, und so bei dorsiventralen Blüthen, wie z. B. denen der Labiaten, die Differenz von Rücken- und Bauchseite weniger hervortritt, als an Sprossen mit gestreckten Internodien. Dorsiventrale, aber durch einen Schnitt in zwei spiegelbildlich ähnliche Hälften theilbare Blüthen bezeichnet man ebenso wie die symmetrischen, vielfach auch als »zygomorphe« (A. Braun). Hier kommen die Symmetrieverhältnisse nur insofern in Betracht, als sie im Laufe der Entwicklung sich ändern, ein Fall, der ungemein häufig ist. Nur wenige Blüthen sind nämlich von Anfang an zygomorph, wenn wir diesen Ausdruck der Kürze halber hier adoptiren wollen, angelegt. So die der oben erwähnten Resedaceen und Papilionaceen, bei welchen, wie wir sahen, schon der Vegetationspunkt eine zygomorphe (dorsiventrale) Ausbildung zeigt. Bei sehr vielen andern geht die radiäre Symmetrie im Verlaufe der Entwicklung in die dorsiventrale über. Es kann dies geschehen dadurch, dass an Blüthen, deren sämmtliche Organe radiär angeordnet sind, eine verschiedene Ausbildung derselben eintritt, oder dadurch, dass die inneren Blütentheile in anderer Anzahl angelegt oder ausgebildet werden, als die äusseren, oft genug finden wir auch beide Vorgänge combinirt, dann aber gewöhnlich in der Weise, dass daraus eine zygomorphe Blüthe resultirt, oder mit andern Worten, die Symmetrieverhältnisse der einzelnen Blüthenkreise ändern sich nicht unabhängig von einander. Es tritt dies klar hervor, wenn man eine grössere Anzahl von Blüthendiagrammen vergleicht, wie sie z. B. in Eichler's bekanntem Werke sich finden; die Blüthe einer *Labiate* z. B. zeigt, dass die den Kelch und die zweilippige Blumenkrone symmetrisch theilende Ebene auch das Androeceum symmetrisch schneidet, obwohl ein Glied derselben abortirt ist, es ist gerade das in die Symmetrieebene fallende Staubblatt.

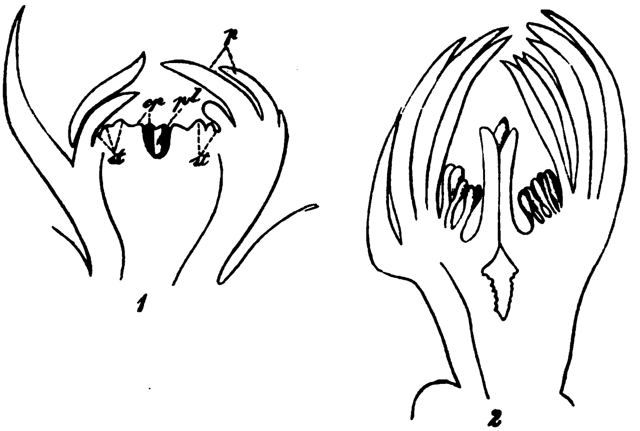


Fig. 59. (B. 380.)

Epiphyllum truncatum, Blüthenlängsschnitte. 1 Junge, 2 fast fertige Blüthe, cp Fruchtblätter, pl Placenta, st Staubblätter, sie entstehen in absteigender Reihenfolge.

Einige Beispiele für das oben Angeführte mögen zur Erläuterung genügen. Die Blüthen von *Commelina* bestehen wie die der meisten Monocotylen aus fünf dreizähligen Quirlen, eine radiäre Anordnung, welche eine symmetrische Theilung durch drei verschiedene Schnittrichtungen gestattet. Es bilden sich aber bei *Commelina* (vergl. das Diagramm bei Eichler, a. a. O. I. pag. 141, Fig. 70B) von den sechs Staubblättern nur die drei schräg vorderen wirklich aus, die drei hinteren sind steril und weichen auch durch ihre kreuzförmig-vierlappigen Antheren von den vorderen fruchtbaren ab. In Folge dessen ist nur eine symmetrisch theilende Ebene möglich, die radiär angelegte Blüthe hat sich (dorsiventral)-zygomorph ausgebildet, und in Verbindung damit zeigt das in die Symmetrieebene fallende innere Staubblatt, also das mittlere der beiden fruchtbaren, eine andere Ausbildung, als die beiden andern, namentlich besitzt es ein breites Connectiv. Von dem Sterilwerden bis zu gänzlicher Verkümmerung führen natürlich auch hier alle Stufen, und wenn in einer sonst radiär gebauten *Orchis*-Blüthe nur ein einziges Staubblatt angelegt wird, so sind wir berechtigt, dies als letztes Glied eines 6zähligen Androeceums der Stammform zu betrachten. Bei weitem das häufigste Vorkommniss ist aber das, dass in einer sonst radiären Blüthe die Anzahl der Fruchtblätter geringer ist als die der übrigen Blattwirtel. Sie beträgt in fünfzähligen Blüthen z. B. häufig zwei und ändert dadurch in je nach den Einzelfällen verschiedener Weise die Gesammtsymmetrie der Blüthen. Ihren augenfälligsten Ausdruck aber findet die letztere in der Ausbildung der Blüthenhülle, speciell der Blumenkrone. Es geht aus der radiär fünfzählig angelegten Blumenkrone z. B. der Labiaten eine zweilippige,[1] der mancher Compositenblüthen eine zungenförmig-»aufgeschlitzte«, der von *Viola* eine solche hervor, bei welcher ein Blüthenblatt einen Sporn besitzt, und derartige Fälle finden sich in Vielzahl, sie stehen stets in ganz bestimmter Beziehung zu der Blüthenbestäubung durch Insekten (vergl. die Abhandlung von H. Müller im I. Band dieses Handb.)

Nicht selten findet man bei Pflanzen mit sonst zygomorphen Blüthen einzelne oder alle der letzteren radiär ausgebildet (als »Pelorien«), so namentlich wenn an einem Blüthenstande der sonst nur seitliche, zygomorphe Blüthen producirt, Endblüthen zur Ausbildung kommen. Allein auch Seitenblüthen können pelorische Ausbildung erfahren. Am längsten bekannt sind dieselben von *Linaria:* die fünf Kronenblätter sind bei den Pelorien alle gleich ausgebildet, meist alle fünf mit einem Sporne versehen, die Staubblätter, von denen sonst eines verkümmert, die vier andern didynam ausgebildet sind, sind alle fünf von gleicher Grösse. Es darf diese Pelorienbildung, wie schon Darwin bemerkt (das Variiren der Thiere und Pflanzen II. pag. 66, 2. Aufl. der deutschen Uebersetzung) nicht als eine Rückschlagsbildung angesehen werden. Die Stammform der Linarien besass, wie wir annehmen dürfen fünf ungespornte Petala, ähnlich wie *Verbascum.* Die radiäre Ausbildung der Blüthen aber wird uns durch die Entwicklungsgeschichte verständlich: sie ist zu Stande gekommen durch das Verharren auf dem Symmetrieverhältniss der (radiären) Blüthenanlage. Man kennt übrigens auch »Pelorien« mit weniger als fünf Spornen. Andere Pelorien mögen als Rückschlagsbildungen betrachtet werden: so das von Darwin erwähnte *Galeobdolon luteum* mit fünf gleichen Kronenblättern und fünf gleichen Staubblättern; übrigens sind bei den Labiaten auch vier und sechszählige Pelorien keine Seltenheit.[2])

Wir haben bei Besprechung der einzelnen Blattgebilde der Blüthe auf analoge Fragen specieller noch zurückzukommen und wenden uns nun zu den einzelnen Blattkreisen der Blüthe selbst.

---

[1]) Es ist eine interessante Erscheinung, dass ganz allmähliche Uebergangsstufen von radiären zu zygomorphen Blüthen führen. Letztere sind bei den Scrophularineen bekanntlich sehr verbreitet. Für *Verbascum* werden radiäre angegeben, ich finde aber bei *V. nigrum* deutlich eine wenn auch schwache Zygomorphie darin ausgeprägt, dass der untere Blumenkronenzipfel breiter und länger ist als die beiden oberen, worin sich eine »Tendenz« zur Zweilippigkeit, wie wir sie bei andern Scrophularineen treffen, kundgiebt. — Derartige Thatsachen sind bei der Frage nach dem phylogenetischen Zustandekommen ausgeprägt zygomorpher Blüthen zu berücksichtigen.

[2]) Vergl. Peyritsch, Die Pelorien der Labiaten, Sitzungsber. d. Wien. Akad. 1869 u. 1872. Weitere Fälle z. B. bei Moquin-Tandon, tératolog. végét. pag. 183 ff.

I. Entwicklung des Kelches.

Die Kelchblätter sind diejenigen Blattgebilde der Blüthe, welche zuerst auftreten und in Folge dessen vom Blüthenscheitel am weitesten entfernt sind. Ihre Anlagen entstehen wie gewöhnliche Blattanlagen am Vegetationspunkt, am Auffallendsten tritt dies da hervor, wo dieselben in spiraliger Anordnung stehen, wie z. B. bei den Cacteen, wo ein ganz allmählicher Uebergang von den Kelch- zu den Kronenblättern stattfindet.

Allein auch wo die Kelchblätter wie bei sehr vielen Blüthen in einem fünfzähligen Wirtel stehen, entstehen sie gewöhnlich nicht gleichzeitig, sondern die Reihenfolge ihrer Entstehung ist so, als ob sie in einer Spirale mit der Divergenz 2/5 stünden. Wir legen auf diesen Umstand übrigens kein grosses Gewicht,[1] zumal bei ein und derselben Pflanze vierzählige und fünfzählige Blüthen vorkommen, so z. B. bei *Prunus spinosa* und andern Rosaceen, bei *Potentilla Tormentilla,* wo vierzählige Blüthen die Regel sind, findet man dagegen häufig fünfzählige Blüthen. Die vierzähligen Kelche aber entstehen, soweit dies bekannt ist, in der Weise, dass je zwei sich kreuzende Paare von Kelchblättern gleichzeitig gebildet werden, diesen vier Kelchblättern alterniren dann die Kronenblätter z. B. bei der erwähnten *Potentilla Tormentilla,* wir betrachten auch hier einen solchen viergliedrigen Wirtel als ein Ganzes, dessen Glieder nur ungleichzeitig entstehen. Bei den Cruciferen dagegen nimmt man einen aus zwei gekreuzten Blattpaaren bestehenden Kelch an.[2] Die Kelchblätter wachsen nach ihrer Anlage rasch, und hüllen die junge Blüthenknospe ein. Bei vielen Pflanzen sind die einzelnen Kelchblätter nicht frei, sondern der Kelch bildet eine Röhre an welcher die Zusammensetzung aus verschiedenen Blattanlagen noch an der Zahl der freien Zipfel, welche sich am obern Rande der Kelchröhre finden, erkennbar ist. Der Vorgang ist aber hier nicht der, dass, wie man früher annahm, eine Verwachsung ursprünglich freier Kelchblätter stattfindet, sondern wie schon C. Fr. Wolff vor mehr als 100 Jahren richtig erkannte, dass die ursprünglich als getrennte Blattanlagen vorhandenen Kelchblätter auf gemeinsamer Basis emporgehoben werden, ein Vorgang, der sich in der Blüthenentwicklung noch vielfach wiederholt.

Modificationen in der Kelchentwicklung finden sich da, wo der Kelch rudimentär ist, wie bei vielen Umbelliferen. Er wird dann nämlich nach den Angaben von Sieler[3] verspätet, erst nach den Blumenblättern oder nach den

---

[1] Auf die Erörterung der hier sich anknüpfenden Fragen einzugehen, ist, da dieselbe eine weitläufige sein müsste, unthunlich, umsomehr, als sie nur specielles Interesse bieten. Man vergl. die Einleitung zu Eichler's Blüthendiagrammen. Hier mag nur bemerkt sein, dass die ungleichzeitige Entstehung der Glieder eines Wirtels eine weitverbreitete Erscheinung ist, so z. B. bei den »Blättchen« der Characeen (vergl. Bd. II. pag. 242) und in vielen andern Fällen wo unzweifelhafte Wirtel vorliegen. Die Frage, ob die Wirtel »niedergedrückte Spiralen« seien, ist für mich übrigens eine gegenstandslose, da ich die Spiraltheorie überhaupt für beseitigt halte.

[2] Die Blumenkrone alternirt mit demselben bekanntlich in »Diagonalstellung«. Dasselbe Verhalten treffen wir auch sonst, so folgt auf die zwei Cotyledonen von *Cupressus Lawsoniana* ein zweigliedriger Blattwirtel, auf diesen ein viergliedriger mit den vorhergehenden Blattpaaren diagonal gekreuzter.

[3] Th. Sieler, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Blüthenstands und der Blüthe bei den Umbelliferen. Bot. Zeit. 1870. — Bei *Eryngium maritimum,* das einen gut entwickelten Kelch besitzt, treten die Kelchblattanlagen vor den Blumenblättern auf (ob alle?); eine bestimmte Reihenfolge konnte ich nicht ermitteln.

Staubblättern angelegt. Es ist eine allgemeine Regel, dass Organe, welche im Verkümmern begriffen sind, auch verspätet angelegt werden, resp. zu der Zeit, wo die andern kräftig heranwachsenden Organe sichtbar werden, in der Entwicklung noch so zurück sind, dass sie nicht über den Blüthenboden deutlich hervortreten. Aehnliches findet sich auch in anderen Fällen z. B. bei den Stellaten, wo nach Payer die Kelchblätter erst nach den Staubblättern zunächst als Ringwulst angelegt werden, ferner bei den Valerianeen, Dipsaceen etc. In letzterem Falle können wir die Verspätung in der Anlage des Kelches und die kümmerliche Ausbildung desselben als eine Correlationserscheinung auffassen,[1] hervorgerufen dadurch, dass jede Blüthe noch von einer besondern Hülle, einem Involucrum umschlossen ist, welches die Funktionen des Kelches übernimmt. Auf ein ähnliches Verhältniss ist wohl die Verkümmerung des Kelches bei den meisten Compositen zurückzuführen. Die Blüthen bedürfen hier eines besondern Schutzes durch den Kelch nicht, da sie auf dem Blüthenboden dicht gedrängt stehen[2] und die ganze Inflorescenz von einem aus Hochblättern gebildeten Involucrum umhüllt ist. An Stelle des Kelches finden wir nun aber bei vielen Compositen einen Kranz von haarförmigen, schuppen- oder borstenförmigen Gebilden, welcher als Pappus bezeichnet wird. Ueber die Bedeutung dieser Pappuskörper hat sich nun ein Streit erhoben, darüber nämlich ob dieser Pappus selbst als Kelch zu betrachten sei oder nicht. Dass die Vorfahren der Compositen einen Kelch besessen haben, kann nicht zweifelhaft sein, zumal wenn man die nahe verwandten Calyceraceen berücksichtigt, unter welchen z. B. die genauer untersuchte *Acicarpha*[3] fünf regelmässig gestellte mit den Kronenblättern alternirende Kelchblätter besitzt, welche bei der einen der untersuchten Arten später *(A. tribuloïdes)*, bei den andern früher als die Kronenblätter entstehen.

Nach Warming's gründlichen Untersuchungen[4] verhält sich bei den Compositen die Sache so, dass (etwa mit Ausnahme von *Xanthium* und *Ambrosinia)* der Kelch bei den Compositen repräsentirt wird durch einen unterhalb der Krone auftretenden Ringwulst, was ja auch das erste Stadium eines Stellatenkelches ist. Würde die Entwicklung normal weitergehen, so entstünden an den fünf Ecken des Ringwulstes die fünf Kelchblattanlagen.[5] Dies ist aber bei vielen Gattungen nicht der Fall. Bei *Lampsana*, *Bellis*, *Matricaria*-Arten u. a. finden wir nur das Kelchrudiment in Form eines Ringwulstes, bei andern entwickeln sich auf letzterem Haare, welche bei der Samenverbreitung als Flugapparat dienen *(Senecio, Lactuca, Tragopogon)*, während bei *Tanacetum, Pyrethrum, Ammobium* etc. der Kelchsaum nur in einen trichomatischen Rand ausläuft. Bei *Lappa* trägt der Kelchsaum zahlreiche ohne erkennbare Ordnung auf dem Rande der Vorder- und Rückenseite stehende Borsten. Dagegen finden sich auch Gattungen wie *Gaillardia, Xeranthemum,* wo fünf mit den Kronenblättern alternirende Kelchzipfel ausgebildet sind. Zwischen ihnen finden sich aber auch hier schon zuweilen andere Zipfel, und solche treten nur bei einer Anzahl von Gattungen in grosser Zahl auf, da wo sie Platz finden. So bei *Hieracium, Cirsium* u. a. Dabei findet die regelmässige Stellung der den Kelchblättern als homolog zu betrachtenden Zipfel zuweilen statt, zuweilen auch nicht, und man könnte hier auch die sämmtlichen Pappuszipfel als Neubildungen auf dem Kelchsaum betrachten, ähnlich wie die Haare von *Taraxacum* etc. Indess kann die Rückbildung des Kelches und sein Ersatz durch Pappuskörper [1]) ja auch in verschiedener Weise bei verschiedenen Gattungen vor sich gegangen sein. Zwischen den Pappuskörpern aber, welche als »Trichome« und denen die als »Emergenzen« angelegt werden, finden sich alle Uebergänge.

---

[1] Die Kelchblätter sind hier meist in Form von Borsten noch vorhanden, z. B. bei *Scabiosa*. Bei *Scab. australis* geht die Verkümmerung noch weiter: die vier Kelchblätter werden hier zwar angelegt, gelangen aber nicht zur Weiterentwicklung, und sind im fertigen Zustand nicht mehr wahrnehmbar. Die schützende Funktion des Kelches wird hier von dem oben erwähnten Involucrum übernommen, dessen Bedeutung mir noch nicht definitiv aufgeklärt erscheint: es entsteht in Form von vier gesonderten, später durch Wachsthum der Insertionszone vereinigten Anlagen (vergl. Buchenau, Ueber Blüthenentw. einiger Dipsaceen etc. Abh. der Senckenb. Ges. I. pag. 106 ff). — Eine ähnliche Correlation findet sich auch bei den geocalyceen Jungermannien (vergl. Bd. I. pag. 351). Das sonst zum Schutze der Archegonien dienende »Perianthium« ist bei diesen, ein »Pseudoperianthium« besitzenden Formen rudimentär.

[2] Man hat das Verkümmern des Kelches hier wohl auch mit dem »Drucke« in Verbindung gebracht, welchem die Blüthenanlagen ausgesetzt sein sollen — eine Ansicht, welche einer näheren Begründung durchaus entbehrt.

[3] Buchenau, Ueber Blüthenentwicklung bei den Compositen. Botan. Zeit. 1872.

[4] Warming, Die Blüthe der Compositen. 1876 (Hanstein, botan. Abhandl. III. Bd. 2. Heft). Daselbst weitere Literatur.

[5] Auf dasselbe kommt es heraus, wenn sie zuerst isolirt entstehen, dann durch einen Ringwulst vereinigt werden.

Aehnliches wie für die Compositen gilt für die Valerianeen.[2]) Bei *Centranthus Calcitrapa* z. B. entsteht die Anlage des Kelches als niedriger Wulst erst, wenn in der Blüthenknospe der Griffel angelegt wird. Es bilden sich hier auf diesem Kelchwulst eine grössere Anzahl (15—18) von auf gleicher Höhe stehenden Anlagen, die auch dadurch interessant sind, dass ihr weiteres Wachsthum erst nach dem Abfallen der Blumenkrone erfolgt, sie bilden die Strahlen der Federkrone, welche der Fruchtverbreitung dient. Ueber die Auffassung derselben gilt dasselbe für die Pappuskörper der Compositen.

Diesen Fällen von Reduktion des Kelches stehen andere gegenüber, wo der Kelch verstärkt ist durch einen Aussenkelch. Ein solcher findet sich z. B. bei den Potentilleen in der Form, dass mit fünf grossen Kelchblättern fünf kleinere etwas tiefer stehende alterniren, die auch später als die ersteren entstehen. Man hat an Gartenerdbeeren Gelegenheit, alle Uebergangsstufen von den einfachen Blättchen des Aussenkelches zu je einem Paare zu beobachten, und schliesst daraus, dass jedes Blättchen des Aussenkelches an der Stelle zweier Stipularblättchen steht, ähnlich wie dies bei manchen Galiumarten der Fall ist. Die Aussenkelchblättchen der Potentilleen entstehen, soweit die Untersuchung reicht, in Form einfacher Anlagen[3]); nur zweimal habe ich bei *Potentilla Tormentilla* eine zweispaltige Aussenkelchblattanlage gefunden, die also einer »Verwachsung« zweier Stipulae entspricht.

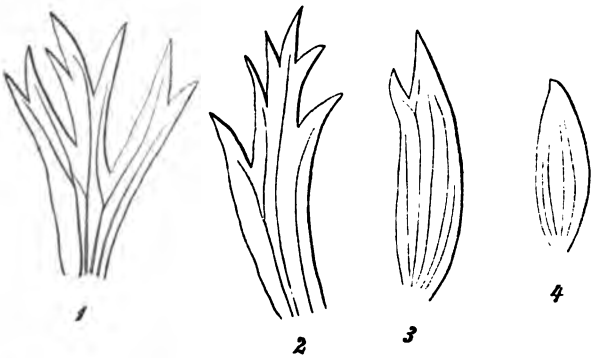
Auch die Malvaceen haben einen, bei der Gattung *Malva* aus drei Blättern gebildeten »Aussenkelch«. Nach Payer soll derselbe von einem Blatte und dessen beiden Nebenblättern gebildet werden; dies trifft aber nach meinen Wahrnehmungen an *Malva silvestris* und *M. rotundifolia* nicht zu: zwei der Blätter hängen an der Basis zuweilen zusammen, allein die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass sie unabhängig von einander entstehen, man hat es also hier, wie schon Eichler vermuthete, mit einem aus Hochblättern gebildeten Involucrum zu thun.

Es mag an diesen Beispielen für Hüll- und Aussenkelche genügen, und zunächst noch darauf hingewiesen werden, dass der Besitz eines Kelches zuweilen nicht allen Angehörigen einer Familie zukommt, ohne dass man bei denen, welchen er fehlt, von einer Verkümmerung sprechen könnte. So bei einigen Ranunculaceen. Die Gattung *Ranunculus* selbst besitzt einen fünfzähligen Kelch und eine damit alternirende Blumenkrone bei der Mehrzahl der Species; *Ranunculus Ficaria* ist dreizählig, gelegentlich beobachtet man indess auch einen vier und fünfzähligen Kelch. *Anemone Hepatica* besitzt ebenfalls einen »Kelch«, der aus drei mit den ersten Blumenblättern alternirenden Blättern besteht[1]). Vergleicht man damit die andern Anemone-Arten, so zeigt sich, dass der »Kelch« von *A. Hepatica* homolog ist dem aus drei Blättern gebildeten, durch ein mehr oder weniger langes Internodium von der einfachen Blüthenhülle getrennten »Involucrum«. Dasselbe wird bei *Anemone nemorosa, ranunculoïdes* u. a. gebildet durch drei vollständig ausgebildete Laubblätter, deren Stiel nur etwas verkürzt ist. Von hier aus findet sich dann eine Reihe, wenn man eine grössere Anzahl Formen vergleicht, fast lückenlos verbundener Uebergangsstufen bis zu den einfachen, ungegliederten »Kelch-« (richtiger »Involucral-«) Blättchen von *A. Hepatica.* Nur ein Fall, der von *A. stellata* sei hervorgehoben, weil die Ausbildung der Involucralblätter hier keine constante ist. Zahlreiche Exemplare der (wild wachsenden) Pflanze zeigen das Involucrum aus einfachen ovalen Hochblättern (Fig. 60, 4) zusammengesetzt, das Involucrum unterscheidet sich also von dem der *A. Hepatica* nur dadurch, dass es nicht direkt unterhalb der Blüthe steht. Bei anderen Exemplaren findet man an der Spitze der Involucralblätter Andeutungen einer Gliederung, welche bei manchen Exemplaren bis zu dem in Fig. 60, 1, 2 und 3 dargestellten Grade geht, wobei man deutlich erkennt, dass der obere, gegliederte Theil des Involucralblattes dem Spreitentheil eines Laubblattes entspricht, dass also nach dem oben über die Blattentwicklung Mitgetheilten, diese Hochblätter Umbildungsformen von Laubblättern vorstellen. Die Umbildung, welche mit einer scheidenförmigen Erweiterung des Blattgrundes verknüpft ist, erfolgt auf verschiedenen Entwicklungsstadien der Blattanlage, nicht selten so früh, dass noch keine Gliederung des »Oberblattes« eingetreten ist, im letzteren Falle erhält man dann die *Hepatica*-Form der Involucralblätter. *Anemone Hepatica* (zu deren dreigliedrigem Kelche nicht selten wie bei *R. Ficaria* 1—2 Blätter hinzutreten) ist also ein Beispiel für die Entstehung eines Kelches aus einem Involucrum.

---

[1]) Der Ansicht Warming's (a. a. O. pag. 128) einige der Blätter (resp. Pappuskörper) entsprechen den Blättern selbst oder den Endtheilen derselben, andere entsprechen Seitentheilen, Stipeln oder Lacinien der Blätter, kann ich mich, was den zweiten Theil dieses Satzes betrifft nicht anschliessen, sondern halte die Pappuskörper ebenso wie die Pappushaare von *Taraxacum* für Neubildungen auf dem Kelchwulst, von denen diejenigen, welche die Stelle der Kelchblätter einnehmen als Umbildungen der ersteren betrachtet werden können. — Beispiele, dass ein Blatt durch zahlreichere kleinere Blattanlagen ersetzt wird, werden unten noch anzuführen sein.

[2]) Buchenau, über die Blüthenentwicklung einiger Dipsaceen, Valerianeen und Compositen. Abh. der Senckenb. Ges. I. 106 ff.



(B. 381.) Fig. 60.

Anemone stellata. Involucral-Blätter verschiedener Ausbildung.

Aehnliche Uebergangsformen findet man übrigens gelegentlich (aber selten) auch bei den Kelchblättern von *Ranunculus Ficaria,* ferner sehr elegant bei *Trollius europaeus,* wo der Uebergang von Laubblatt- und Blumenkronen-(resp. Kelch-)blatt sich, abgesehen davon, dass man häufig an den unteren Blumenblättern Andeutungen der den Laubblättern eigenen Gliederung findet, auch dadurch manifestirt, dass die Färbung theilweise noch grün bleibt.

II. Entwicklung der Blumenkrone.

Kelch und Blumenkrone sind, wie aus dem oben für die Ranunculaceen Erwähnten hervorgeht, correlative Begriffe. Von einer Blumenkrone kann man eben nur dann sprechen, wenn ein Kelch vorhanden ist. Nicht die von der der Laubblätter abweichende Färbung bildet also das charakteristische Kennzeichen der Blumenkrone, sondern die Stellung innerhalb der Blüthe. Bei einer ganzen Anzahl von Pflanzen kennen wir Blattgebilde, welche die Blüthe begleiten und die Färbung oft auch die Form von Blumenblättern haben, allein nicht als solche zu bezeichnen sind, weil sie nicht zur Blüthe gehören. So sind die Deckblätter der Blüthen von *Aponogeton distachyus*, einer blumenblattlosen resp. mit einer sehr reducirten (zweiblättrigen) Blumenkrone versehenen Monokotyle rein weiss gefärbt, bei unseren ebenfalls blumenblattlosen Chrysospleniumarten aber sind die der Blüthe benachbarten Laubblätter gelb, oft in ihrer ganzen Ausdehnung, die Funktion, die unscheinbaren Blüthen (resp. Blüthenstände) für die blüthenbesuchenden Insekten auffällig zu machen, wird hier von den blumenblattähnlichen Laubblättern übernommen. Dafür, dass auch Staubblattanlagen regelmässig oder nur in Form monströser Umbildung sich zu Blumenblättern ausbilden, wurden oben schon Beispiele angeführt, und auch daran sei hier erinnert, dass bei acyklisch gebauten Blüthen die Abgrenzung von Blumenkrone und Kelch oft unmöglich ist, weil beide eben ganz allmählich in einander übergehen, die äusseren Blüthenhüllblätter grün, die inneren blumenblattartig gefärbt sind, wie bei vielen Cacteen.

---

[1]) So nach der z. B. von EICHLER vertretenen Auffassung, deren Richtigkeit mir hier wie bei anderen Ranunculaceen, vorerst zweifelhaft ist; ich vermuthe eine acyklische Anordnung bei den genannten Formen *(R. Ficaria, Anemone* u. a.)

II. Entwicklung der Blumenkrone (Corolle).

Für die Schilderung der Entwicklungsfolge der Blumenkronenblätter kommen hier nur die cyklischen Blüthen, bei welchen die Blumenkronenblätter einen mit den Kelchblättern alternirenden Wirtel bilden, in Betracht, denn für diejenigen Blüthen, bei welchen Kelch- und Blumenblätter schraubig angeordnet sind, versteht sich die Entwicklungsfolge der letzteren von selbst. Bei cyklischen Blüthen stellen sich die Kronenblätter *(petala)* genau in die Zwischenräume der Kelchblätter. Im Gegensatz zu der successiven Entstehung der Kelchblätter pflegen aber die Anlagen der Petala gleichzeitig sichtbar zu werden — ein Umstand, der von Payer sogar als ein allgemeines Unterscheidungsmerkmal von Kelch und Blumenkrone benutzt wurde. Es trifft indess durchaus nicht überall zu. Bei den meisten Umbelliferen z. B. ist die Anlegung der Blumenkronenblätter eine ungleichzeitige und ähnlich ist es auch in anderen Fällen, wenn gleich das oben erwähnte Verhalten das häufigste ist. Selten besteht die Blumenkrone aus mehr als einem Blattwirtel, bei den Fumariaceen z. B. wird sie durch zwei miteinander gekreuzte zweizählige Wirtel gebildet, bei *Loranthus* durch zwei alternirende dreizählige.

Die mannigfaltigen Formverschiedenheiten, in welchen die Blumenkronenblätter auftreten, können hier nicht erörtert werden. Es genügt auf eigenthümliche Fälle wie *Aconitum* hinzuweisen, wo die lebhaft gefärbten scheinbar die Blumenkrone bildenden Blattgebilde wie der Vergleich mit verwandten Formen zeigt, vielmehr den Kelch darstellen, während die Blumenkrone gewöhnlich nur in Form zweier sehr eigenthümlich ausgebildeter Nektarien auftritt.

Die auffallendsten Formen der Blumenkronen finden sich da, wo die Blumenblätter nicht isolirt sind, sondern nur noch als Spitzen einer röhren-, glocken-, krug- etc. förmigen einheitlichen Blumenkrone erscheinen. Diese gamopetalen Blumenkronen entstehen ebenso wie die entsprechenden Kelchgebilde dadurch, dass die ursprünglich isolirt angelegten Petala auf einer ringförmigen Sprossung emporgehoben werden, oder aber es entsteht (wie dies ja auch bei wirtelig gestellten Laubblättern der Fall ist) zuerst eine ringförmige Gewebezone, auf welcher dann erst die einzelnen Blumenblattanlagen auftreten. So bei *Cucurbita*[1]) u. a. Welch wunderbare Formen dabei entstehen können, das zeigt z. B. die Blüthe von *Ceropegeia elegans*. Hier hat die Blumenkrone die Form eines oben geschlossenen, nach unten hin in eine Röhre verschmälerten Trichters, der entstanden ist, indem die fünf ursprünglich freien Blumenblattanlagen an der Spitze vollständig verwachsen sind.[1]) Ein Insektenbesuch wäre hier unmöglich, wenn nicht an der Seitenwand des Trichters fünf Stücke der Blumenkrone sich von dem Gewebeverband trennten und wie eine Jalousiedecke nach oben schlügen, dadurch werden fünf über 1 Centim. breite Eingänge in die Blumenkrone hergestellt, in die aber, da über jeden ein Dach hergespannt ist, kein Regen eindringen kann: wohl eine der merkwürdigsten der gerade hier so zahlreichen Anpassungen. Denn überall steht die Form der Blumenkrone in engster Beziehung zu der Insektenthätigkeit bei den Blüthen[2]), die Entwicklungsgeschichte aber zeigt, wie Blumenkronen, welche im fertigen Zustand auffallend von einander unterschieden sind, doch aus einer und derselben Anlage durch im Grunde unbedeutende Wachsthumsdifferenzen hervorgehen können. Die zungenförmigen und röhrenförmigen Blüthen der Compositen z. B. sind im fertigen Zustand sehr verschieden. Ihre Anlagen aber stimmen vollständig überein: fünf freie Blattanlagen, die später auf einer röhrenförmigen Basis emporgehoben werden. Bei den zungenförmig werdenden Blüthen aber stellt ein Punkt der Blumenkronenröhre zwischen zwei Petalis sein Wachsthum sehr früh ein. Indem die anderen Partien weiter wachsen, entsteht eine Blumenkronenröhre, welche auf einer Seite, eben von dem erwähnten Punkte aus, aufgeschlitzt ist. Indem sie sich später flach ausbreitet, erhält man die bekannte Zungenform. Solche Zungenblüthen mit fünf Zacken, welche den fünf Blumenblattanlagen entsprechen, finden sich z. B. bei *Taraxacum officinale*. Bei *Calendula* und in anderen Fällen sind die Strahlenblüthen dreizackig: hier bleibt nämlich die Partie der Blumenkronenröhre unterhalb zwei Zipfeln derselben sehr im Wachsthum zurück, nur die andere Hälfte entwickelt sich, in Folge davon ist die Fläche der Strahlblüthen nur von der Partie der Blumenkronenröhre gebildet, die unterhalb dreier Petalaanlagen liegt.[3]) Von hier aus ist nur ein kleiner Schritt zur Bildung zweilippiger Corollen, wie sie sich in unvollkommener Form z. B. bei den Randblüthen von *Centaurea Cyanus*, in vollkommenerer bei der Unterabtheilung der Labiatifloren z. B. bei *Nassavia* finden. Derselbe Vorgang, der zur Bildung der Zungenblüthen von *Calendula* führt, ist auch hier eingetreten, nur später, nachdem die Corollenröhre schon eine ziemliche Länge erreicht hat. Dann ist die Partie derselben unter zwei benachbarten Zipfeln im Wachsthum zurückgeblieben, während die unter den drei anderen weiterwuchs, so dass eine breite dreispaltige Oberlippe und eine aus zwei Zipfeln bestehende Unterlippe resultiren. In Fällen wie der von *Calendula* erkennt man die zwei im Wachsthum zurückgebliebenen Zipfel dagegen im fertigen Zustand kaum mehr, sie sind durch das Wachsthum der anderen Corollenpartien verzogen. Es braucht kaum bemerkt zu werden, dass es ein ähnlicher Vorgang ist, auf dem die Bildung anderer

---

[1]) Reuter, Beitrag zur Entwicklgesch. der Bl. Bot. Zeit. 1876.

---

[1]) Die Verwachsung geht an der Spitze soweit, dass die letztere von einem Gewebekörper gebildet wird, in welchem die Verwachsungsstellen nicht mehr erkennbar sind.

[2]) Vergl. die Abhandl. von H. MÜLLER im 1. Bd. dieses Handbuches.

[3]) Uebergangsformen zwischen Zungen- und Röhrenblüthen finden sich bei der Gartenform von *Dahlia variabilis* und in anderen Fällen vor, vergl. z. B. die Abbildungen von H. MÜLLER, Alpenblumen, pag. 44, für *Senecio carniolicus*. Als die phylogenetisch älteren dürfen wir wohl die Röhrenblüthen betrachten, aus denen sich ja, wie die »gefüllten« Gartenformen vieler Compositen (z. B. der erwähnten *Dahlia*) zeigen, auch durch Kultur Zungenblüthen erzielen lassen.

Lippenblumen, wie der der Labiaten beruht. Nur ist das Wachsthum der einzelnen Blumenkronenpartien noch ein ungleichmässigeres. Die zwei Blumenblattanlagen, welche die Oberlippe liefern (resp. deren Ende einnehmen), wachsen nämlich hier sehr früh schon so vereint, als ob sie ein einziges Blatt wären, man findet an dem Ende der Oberlippe nur noch eine z. B. bei *Lamium* seichte Ausrandung. Dem entspricht wie beiläufig bemerkt sein mag, auch die Stellung der Staubblattanlagen. Es treten deren hier nur vier auf. Diese sind aber nach den Figuren von Payer bei *Stachys recta*, von Sachs bei *Lamium album* und meinen eigenen Wahrnehmungen nicht so gestellt, dass für das, zwischen den beiden die Oberlippe bildenden Blumenblattanlagen ein leerer Platz übrig bliebe, sondern sie stehen in einem vierzähligen Wirtel, mit annähernd gleichen Abständen. Die beiden früh gemeinsam wachsenden Petalaanlagen werden hier, wenn der Ausdruck erlaubt ist, für ein Blatt gerechnet, es ist ein ähnlicher Vorgang der Ersetzung zweier Blattanlagen durch eine einzige, wie er oben für die Stipulae von *Galium palustre*, für den Kelch von *Lagascea* (vergl. pag. 135) etc.[1]) geschildert wurde. Nur ist bei den Labiaten das Auftreten zweier geordneter Blattanlagen noch wahrnehmbar (— ob auch in Fällen wie z. B. *Mentha?)*, während dies bei *Galium* nur selten der Fall ist, und ebenso bei den Plantagineen, wo man aus Gründen der Vergleichung Ursache zu der Annahme einer Fünfzähligkeit der Blüthen hat (das hintere Kelchblatt wäre dabei unterdrückt, die zwei hinteren Corollenblätter durch eines ersetzt). Ebenso ist es bei *Veronica*, wo die bedeutendere Grösse des einen der fünf Blumenkronenblätter darauf hindeutet, dass dasselbe als Ersatz für zwei Blumenblätter zu betrachten ist. In anderen Fällen wie bei manchen Rosaceen dagegen findet, wie oben erwähnt, ein Wechsel zwischen vier- und fünfzähligen Blüthen statt, ohne dass man zur Erklärung desselben Gründe wie die eben erwähnten herbeiziehen dürfte, man findet bei *Prunus spinosa* z. B. auch 6, 7 und 8zählige Blüthen, was zeigt, dass hier eine einfache Schwankung in den Zahlenverhältnissen vorliegt.

Die gamopetale Corolle, deren Entwicklung im Vorstehenden kurz geschildert wurde, kam zu Stande durch Emporheben der Blattanlagen eines Blumenblattwirtels auf röhrenförmiger Zone. Bei manchen Monokotylen wie z. B. der Hyacinthe werden zwei mit einander alternirende dreigliederige Blattkreise ebenso auf gemeinschaftlicher röhrenförmiger Basis emporgehoben. Dieser Fall kehrt wieder, da, wo die Staubblätter »mit der Blumenkronenröhre verwachsen« und dann scheinbar aus der Innenfläche der Blumenkrone entspringen, so z. B. bei den Primulaceen, Boragineen u. a. Auch hier aber liegt der Fall so, dass Staubblattanlagen und Blumenblattanlagen ursprünglich getrennt, frei von einander angelegt wurden, und dann die ringförmige Insertionszone des Blüthenbodens, auf welcher die beiden Blattkreise stehen röhrenförmig emporwachsend sie beide zusammen in die Höhe hob. Die Stellungsverhältnisse der Corolle zum Androeceum sollen bei der Besprechung der Entwicklung des letzteren erwähnt werden, hier möge noch kurz auf die »ligularen Auswüchse« auf der Innenseite der Corollenblätter hingewiesen werden, wie sie z. B. bei *Lychnis* u. a. sich finden, wo sie auch mit einem besonderen Namen als »Nebenkrone« bezeichnet werden. Die eigenthümliche Ausbildungsform mancher Blumenblätter, wie z. B. die Spornbildung an denselben bedarf kaum der Erwähnung, es kommt diese Bildung durch gesteigertes Flächenwachsthum einer Partie des Blumenblattes zu Stande, die der zu röhrenförmigen Nektarien umgebildeten Petala von *Helleborus* aber erfolgt auf ganz ähnliche Weise wie die Bildung »schildförmiger« Blätter. Vergl. oben pag. 233 ff. und Payer, a. a. O. Taf. 57, Fig. 51—55.

---

[1]) Die Oberlippe des Kelches von *Utricularia* wird nach Buchenau (morphol. Studien an deutschen Lentibularien. Botan. Zeit. 1865, pag. 94), niemals dreitheilig angelegt, obwohl dies schon nach der Analogie mit *Pinguicula* zu erwarten wäre. Hier sind also drei Blattanlagen durch eine einzige ersetzt. Die Unterlippe des Kelches dagegen entsteht aus zwei getrennten, später an ihrer basalen Insertionszone gemeinsam wachsenden Blattanlagen.

Zahlreiche Pflanzen sind aber auch apetal, d. h. besitzen keine Blumenkrone. In manchen Fällen ist dies auf eine Verarmung, also eine Unterdrückung der Blumenkrone zurückzuführen, wie z. B. in dem Verwandtschaftskreise der Caryophylleen, wo selbst Formen, die gewöhnlich eine Blumenkrone besitzen, gelegentlich apetal vorkommen, wie z. B. *Alsine, Spergularia.*

In anderen Fällen aber betrachte ich mit Eichler[1]) dies Verhältniss als ein ursprüngliches, und zwar sowohl bei Mono- als bei Dikotylen. Einen für die Frage nach der Entstehung der Blüthenhüllblätter interessanten Fall, welcher zeigt, dass die Bildung derselben bei verschiedenen Formen auf verschiedene Weise vor sich gegangen sein kann, bieten die Potameen. Die Gattung *Potamogeton* selbst besitzt ein Perigon, das aus vier breiten kelchblattähnlichen, den vier Staubblättern gegenüberstehenden Schuppen gebildet wird. Die Entwicklungsgeschichte[2]) zeigt auch, dass dieselben vor den Antheren in zwei zweigliederigen Wirteln entstehen. In derselben Folge erscheint dann hinter jeder Perigonblattanlage eine Staubblattanlage. Hegelmaier, der die Entwicklungsgeschichte dieser Blüthen zuerst mitgetheilt hat, zieht daraus, meiner Ansicht nach mit allem Recht, den Schluss, dass hier ein Perigon vorliegt, dessen Blätter mit den vor ihnen stehenden Staubblättern zusammenhängen. Untersucht man die nun verwandte Gattung *Ruppia*[3]), die nur zwei Antheren in der Blüthe besitzt, so zeigt sich, dass hier die Perigonblätter erst nach den Antheren angelegt werden und zwar aus dem Connectiv derselben hervorsprossen, sie erscheinen als kleine Schüppchen. Bei *Potamogeton* sehe ich nun eine Weiterentwicklung[4]) des bei *Ruppia* angebahnten Verhältnisses. Wie ein Organ, das zum Verkümmern neigt, verspätet angelegt wird, so kann auch ein kräftig entwickeltes Organ früher in die Erscheinung treten, bei *Potamogeton* also ehe die betreffende Anthere deutlich vom Blüthenvegetationspunkt gesondert ist. Es liegt also bei *Potamogeton* ein Fall vor, wo Connectivschuppen sich zum Perigon entwickelt haben. Andere Blüthen desselben Verwandtschaftskreises z. B. die von *Zostera* besitzen kein Perigon, ich finde aber hier das Connectiv der Antheren auffallend blattartig verbreitert.

Perigonlose Blüthen finden sich zumeist bei solchen Pflanzen, bei welchen die Inflorescenzen durch besondere Hüllen, bei vielen Monokotylen z. B. durch eine Spatha geschützt sind.[5]). Es erfordert hier bei jedem einzelnen Verwandtschaftskreis die Frage, ob die Apetalie ursprünglich oder durch Verkümmerung entstanden sei, eine gesonderte auf sorgfältiger Vergleichung aller Formen beruhende Untersuchung, denn a priori kann man in einem Verwandtschaftskreise, wo wie z. B. bei den Araceen perigonlose und perigonbesitzende Formen vorkommen, jede der beiden Kategorien als die phylogenetisch ältere betrachten.

---

[1]) Blüthendiagramme. II. Th. pag. 1.

[2]) Hegelmaier, Ueber die Entwicklung der Blüthentheile von Potamogeton. Bot. Zeit. 1870. pag. 282 ff. Meine eigenen Untersuchung. führten zu demselben Resultate wie die Hegelmaier's.

[3]) Zur Untersuchung diente *Ruppia rostellata.*

[4]) *Ruppia Potamogeton* gegenüber als rückgebildete Form aufzufassen, ist schon deshalb nicht thunlich, weil es dann schwer erklärbar wäre, dass die verspätet auftretende Perigonblattanlage aus dem Connectiv des Staubblattes statt aus seinem Grunde hervorsprosse.

[5]) Bei manchen Araceen z. B. der bekannten Zimmerpflanze *Richardia aethiopica* nimmt die Spatha Blumenblattfärbung an.

Eine ähnliche Entstehung der Petala wie bei *Potamogeton* findet sich nun auch bei den dikotylen Familien, so bei den Primulaceen.[1]) Die Staubblätter sind hier den Kronenblättern superponirt. Staubblatt und Blumenkrone stehen in genetischem Zusammenhang, allein wie ich glaube, doch nicht in der Weise, wie bei *Potamogeton*. Nach Anlage der Kelchblätter entsteht nach PFEFFER am ganzen Umfang der Blüthenachse ein Ringwall, dessen zwischen je zwei Kelchblättern liegende Partien im Wachsthum ein wenig gefördert sind, und bald zu fünf mit den Kelchblättern alternirenden Höckern werden. Diese Höcker sind Blattprimordien, deren apikaler Theil ohne Aenderung der Wachsthumsrichtung zum Staubgefässe wird, während sich die Blumenblätter am Grunde der Aussenseite der Höcker als Auszweigung bilden, und zwar erst dann, wenn die Primordien beträchtliche Grösse erreichen (PFEFFER a. a. O.). Man könnte hier übrigens den selbstständigen Ursprung der Blumenkronenblätter ganz gut dadurch retten, dass man annimmt, die basale Partie, aus der die Blumenblätter (welche verspätet angelegt werden), entspringen, sei nichts anderes als der Ringwall von Blüthenachsengewebe, auf dem die Primordien ja jedenfalls stehen. Die Blumenblattanlagen entspringen dann also nicht den Staubblattanlagen, sondern einer Blumenblatt- und Staubblattanlagen gemeinsamen Zone des Blüthenbodens. Verschiedene Figuren PFEFFER's scheinen mir eine solche Auffassung nahezulegen, z. B. Fig. 1, Taf. XIX., auch entspringen die Fruchtblätter, resp. die ringförmige Fruchtknotenanlage ganz nahe am Grunde der Innenseite des von den Staubblattanlagen gekrönten Ringwalls (vergl. PFEFFER, Taf. XX. Fig. 2, 3, 4). Ich meine also, wenn die Staubblätter auf einem gemeinsamen Ringwall emporgehoben[2]), die ihnen gegenüberstehenden Petala verspätet angelegt werden, so müssen Längs schnitte solche Bilder geben, wie sie PFEFFER's eingehende Untersuchung darbietet. Eine »congenitale Verwachsung« von Staub- und Kronenblattanlagen aber existirt hier wie überall, für mich nicht, da ich diesen ganzen Begriff für einen verfehlten halte, denn er ist nichts weiter als eine Umschreibung des Thatbestandes, dass Staub- und Kronenblattanlagen (nach der PFEFFER'schen Annahme) als einheitliche Primordien von Anfang erscheinen. Uebrigens soll die Auffassung, dass die Blumenblätter hier Sprossungen der Laubblätter seien — wenn man nur die Entwicklungsgeschichte ins Auge fasst — gar nicht als unthunlich hingestellt werden, wir haben ja den Fall von *Potamogeton* und *Ruppia*, ferner bei den Gefässkryptogamen den von *Ophioglossum*, wo eine Blattanlage sich ebenfalls in einer fertilen, sporangientragenden und einem sterilen Theil (hier ein Laubblatt) theilt.

Aehnliche Angaben wie die von PFEFFER sind von anderen Autoren auch für andere Pflanzen gemacht worden[3]), welche den Primulaceen oder nahestehenden Familien angehören. Umgekehrt soll dagegen bei den Onagrarieen nach Barcianu[1]) der eine Staubblattkreis z. B. bei *Epilobium* aus den Blumenblattanlagen hervorsprossen. Für mich unterliegt es aber nach Barcianu's Figuren und Schilderungen gar keinem Zweifel, dass die Staubblattanlagen des inneren Kreises nicht aus den Blumenblattanlagen, sondern dicht unterhalb derselben aus der Innenfläche der hohlgewordenen Blüthenachse hervorsprossen, da die Petala, wie sonst auch häufig genug im Wachsthum zurückbleiben, so sieht es dann später aus, als seien Petalum und unter ihm stehendes Staubblatt aus einem Primordium hervorgegangen — ein Fall, der um so auffallender wäre, als die äusseren Staubblätter ganz wie gewöhnlich als gesonderte Höcker entstehen. Dasselbe nehmen wir also auf Grund der Entwicklungsgeschichte auch für die inneren an, und wenn wir dieselben im fertigen Zustand mit den Blumenkronenblättern verwachsen sehen, so geschieht das wie gewöhnlich in derartigen Fällen durch interkalares Wachsthum der gemeinsamen Insertionszone.

---

[1]) Vergl. PFEFFER, Zur Blüthenentwicklung der Primulaceen und Ampelideen. PRINGSHEIM's Jahrb. für wiss. Bot. XIII. Bd. pag. 194 ff. Daselbst weitere Literatur.

[2]) Man denke z. B. die Staubblätter der Compositen seien den Blumenblattanlagen opponirt. Die Blüthenachse wird hier bekanntlich hohl, und auf dem Rande entstehen die Blumenblattanlagen. Treten diese Staubblattanlagen nun am Grunde der Blumenblattanlagen auf, nachdem die ersteren schon eine ziemliche Höhe erreicht haben, so werden sie im Längsschnitt aus der Basis der Blumenblattanlagen zu entspringen scheinen. In Wirklichkeit aber entstehen sie doch unterhalb der Blumenblätter aus der ausgehöhlten Blüthenachse.

[3]) So für die Primulacee Cyclamen von GRESSNER, Zur Keimungsgeschichte von *Cyclamen*,

Ein gemeinsames Primordium für Staub- und Perigonblätter findet sich dagegen bei *Viscum album*. Ein Längsschnitt durch die fertigen Blüthen zeigt uns hier in die Perigonblätter eingesenkt eine Anzahl von Mikrosporangien (Pollensäcken). Freie Antheren kommen hier gar nicht zur Entwicklung, und auch in jüngeren Stadien ist von denselben nichts zu sehen. Wenigstens giebt Hofmeister an[2]) »es differenziren sich unter der oberen Fläche der Perigonblätter einzelne Zellgruppen zu Pollenmutterzellen; neue Blattorgane werden fortan nicht mehr in der männlichen Blüthenknospe angelegt.[3]) Wie Eichler bemerkt (a. a. O. II. pag. 554) individualisiren sich bei verschiedenen Arten von *Viscum* selbst, und in nächstverwandten Gattungen wie *Eremolepis*, *Phoradendron* etc. Staubblätter und Perigonblätter so vollkommen, dass sie oft nur an der Basis einen schwachen Zusammenhang zeigen, wobei zugleich das Staubblatt die gewöhnliche Form dieses Organs zeigt. Ich nehme aber nach den bis jetzt bekannten, weiterer Prüfung bedürftigen, entwicklungsgeschichtlichen Daten bei *Viscum album* nicht eine sehr innige Verwachsung der beiden Blattgebilde an, denn dies ist eine rein auf Vergleichung beruhende Ausdrucksweise, sondern ein Fertilwerden der Perigonblätter. Wie wir z. B. bei *Botrychium Lunaria* nicht selten sehen, dass auch an dem sonst sterilen Blattheil Sporangien auftreten, so meine ich, ist es auch bei *Viscum album*. Das Staubblatt ist hier gar nicht gebildet worden (vielleicht wenn man die Zellanordnung untersucht noch in Spuren erkennbar), dagegen sind die Sporangien auf den Perigonblättern selbst aufgetreten. Gestützt wird diese Auffassung, welche jedenfalls den Vorzug hat, sich den bis jetzt bekannten Thatsachen eng anzuschmiegen, durch die Erscheinungen, die unten von dem Fruchtknoten der Loranthaceen zu berichten sein werden, wobei nicht zu vergessen ist, dass wir es bei dem parasitisch lebenden *Viscum album* mit Rückbildungen zu thun haben, wie sie bei Parasiten so häufig auftreten.

III. Entwicklungsgeschichte des Androeceums.

Im Androeceum haben wir es mit Blattgebilden zu thun, welche die Träger der Mikrosporangien, also Sporophylle sind. Hier haben wir nur die Entwicklungsgeschichte dieser Sporophylle selbst, nicht aber die der Sporangien zu verfolgen,

---

Bot. Zeit. 1874. pag. 837; für Plumbagineen von Reuther, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Blüthen. Bot. Zeit. 1876. pag. 420.

[1]) Untersuchungen über die Blüthenentwicklung der Onagraceen, in Schenk und Lürssen, Mittheilungen. II. pag. 81.

[2]) Hofmeister, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. Abhandl. der K. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. 1859, Mathemat.-physikal. Klasse. 4. Bd. pag. 555.

[3]) Diese Zellgruppen gehen, wie ich vermuthe, hervor aus Theilung je einer einzigen Archesporzelle.

die letztere ist bei der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien zu besprechen.

Die Entwicklungsgeschichte des Androeceums ist eine sehr einfache in den Fällen, in welchen das Androeceum aus einem mit den Kronblättern alternirenden Wirtel besteht (den »Haplostemonen« EICHLER's, z. B. Labiatifloren, Compositen u. a.) oder spiralig angeordnet ist, wie bei den Ranunculaceen etc. Im ersteren Fall treten normal nach den fünf Kronenblättern fünf mit ihnen alternirende Staubblattanlagen auf, von denen aber einzelne verkümmern oder ganz fehlen können. Ein in die letzte Kategorie gehöriger Fall wurde oben schon für die Labiaten aufgeführt, und noch weiter geht die Verkümmerung (im phylogenetischen Sinne) bei den Scrophularineen, bei welchen interessante Uebergangsstufen sich finden. Während z. B. bei *Verbascum nigrum* alle fünf Staubblätter vorhanden sind, ist das hintere Staubblatt unfruchtbar bei *Pentstemon*, es fehlt ganz bei andern, und durch ähnliche Uebergänge gelangt man zu dem Vorhandensein von nur zwei Staubblättern bei *Veronica, Anticharis* u. a. (Man vergl. die Zusammenstellung bei EICHLER, a. a. O. I. pag. 211 u. 212.)

Bei spiralig-angeordnetem Androeceum versteht sich die Reihenfolge der Ausbildung ebenfalls von selbst. — Keiner weiteren Erwähnung bedarf auch der Fall, dass mit dem mit den Kronblättern alternirenden Staubblattwirtel ein weiterer, gleichzähliger Staubblattwirtel alternirt wie bei *Styrax officinalis* (PAYER, Taf. 152, Fig. 1—19) und manchen Caryophylleen. Nennen wir die über den Kronenblättern stehenden Staubblätter die Kronstamina, die über den Kelchblättern stehenden die Kelchstamina, so bilden also in dem eben erwähnten Falle die Kelchstamina den äusseren, die Kronstamina den inneren Staubblattkreis. In einer grösseren Anzahl von Fällen ist das Verhalten aber umgekehrt, es liegt eine regelrechte Alternation der einzelnen Blüthenquirle wie im ersten Fall nicht vor, sondern die Kronstamina bilden den äussern, die Kelchstamina den innern Staubblattkreis. So sich verhaltende Blüthen werden mit dem nicht gerade sehr schönen Namen der »Obdiplostemonen« bezeichnet (vergl. EICHLER, I. pag. 335). Die entwicklungsgeschichtlichen Angaben über diesen Fall, mit denen wir es hier allein zu thun haben, sind widersprechend, und die ganze Frage verdient daher eine nochmalige umfassende Untersuchung. PAYER, HOFMEISTER, SACHS u. a. finden, dass bei Geraniaceen, Oxalideen und anderen hierhergehörigen Pflanzen die Kelchstamina zuerst entstehen, und dann der mit ihnen alternirende aber tiefer stehende Wirtel der Kronstamina auftritt. Nach FRANK[1]) dagegen würden die Kronstamina bei *Geranium sanguineum* und *Oxalis stricta* zuerst entstehen, dann die Kelchstamina. Die gewöhnliche Regel der Alternation wäre also hier gestört, allein wir wissen auch in andern Fällen, dass diese Staubblätter vor den Kronenblättern auftreten, so z. B. bei den oben erwähnten Primulaceen und Plumbagineen, ferner den Ampelideen und Rhamneen. In vielen Fällen aber stehen Kelch- und Kronstaubfäden auch auf gleicher Höhe; nehmen wir nach den vorliegenden Angaben PAYER's u. a. an, die Kelchstamina entstehen zuerst, so würden also dann die Kronstamina zwischen die Kelchstamina eingeschaltet, interponirt. Eine solche Einschaltung kommt zweifelsohne vor. So z. B.

---

[1]) Ueber die Entwicklung einiger Blüthen. PRINGSH. Jahrb. Bd. X. pag. 204 ff. Für die ebenfalls obdiplostemonen Sterculiaceen (c. l.) hat schon PAYER die frühere Entstehung der Kronstamina angegeben (a. a. O. Taf. 9, Fig. 1—15) für *Lasiopetalum corylifolium*. Die Kelchstamina sind hier allerdings reducirt, und man kann dies mit EICHLER mit ihrem späteren Auftreten in Verbindung setzen.

bei den Sapindaceen (incl. *Acer*). Die Blüthen sind hier fünfzählig und bei manchen *Acer*-Arten, z. B. *A. rubrum* ist dies auch mit dem Androeceum der Fall. Bei andern *Acer*-Arten aber z. B. *Acer Pseudoplatanus* hat es dabei nicht sein Bewenden. Wir finden hier in der Endblüthe der Blüthentraube zehn, in den Seitenblüthen gewöhnlich acht Staubblätter. Die vergleichende Morphologie (s. Eichler, II. pag. 350 u. 361) erklärt dies Verhalten daraus, dass hier zwei mit einander alternirende fünfgliedrige Staubblattkreise vorliegen, von dem innern derselben, welcher vollständig nur in den Endblüthen auftritt, sollen in den Seitenblüthen immer zwei Staubblätter verkümmern. Dagegen spricht aber schon die Thatsache, dass man in den Seitenblüthen an den Stellen, wo die nicht angelegten Staubblätter stehen sollten, von Anfang an keine Lücken findet, sondern dass die Staubblätter sofort dicht zusammenschliessen. Die entwicklungsgeschichtlichen Angaben über das Zustandekommen dieser Stellung sind widersprechend, und zwar wie ich glaube mit Recht, indem der Vorgang nicht immer derselbe ist. Nach Payer (Taf. 27, Fig. 1—3) entstehen nämlich bei *Acer tartaricum* zuerst fünf Staubblätter, die aber mit den Kronblättern nicht genau alterniren, so dass zwischen dreien grössere Lücken vorhanden sind. Diese Lücken werden ausgefüllt durch die jetzt auftretenden drei weiteren Staubblätter. Nach Buchenau[1]) dagegen treten bei *Acer Pseudoplatanus* die acht Staubblätter gleichzeitig auf und theilen sich in die Peripherie des Blüthenbodens. Ich finde bei *Acer Pseudoplatanus*, dass beides stattfinden kann, dass also entweder zuerst fünf Staubblätter auftreten, die andern drei aber in den grösseren Lücken sehr frühe schon eingeschaltet werden, aber als Höcker, die bedeutend kleiner sind als die ersten fünf Staubblattanlagen, so dass also eine wirkliche Interponirung hier stattfindet; in andern Fällen dagegen erscheinen die acht Staubblattanlagen anscheinend gleichzeitig und in gleicher Grösse, womit natürlich nicht ausgeschlossen ist, dass eine genauere histiologische Untersuchung auch hier das frühere Auftreten der fünf Staubblätter ergeben könnte. Die beiden Vorkommnisse würden sich dann dadurch unterscheiden, dass im letzteren Fall die Interponirung noch früher erfolgt als im ersten. Jedenfalls scheint es naturgemässer, kein Fehlschlagen hier anzunehmen,[2]) zumal bei andern Sapindaceen wie z. B. *Aesculus* eine vollständige Interponirung überhaupt sich nicht findet (Gipfelblüthen fehlen hier), sondern in allen Blüthen nur sechs oder sieben Staubblätter vorhanden sind, wobei nach Payer's Angaben über *Pavia macrostachya* das interponirte Staubblatt deutlich später auftritt, als die ersten fünf Staubblätter, und zwar an einem Platze, wo zwei der letzteren durch Wachsthum des Blüthenbodens etwas auseinandergerückt sind. Sehr deutliche Beispiele für Interponirung von Staubblättern liefern nach Duchartre[3]) manche Nyctagineen. Während einige Gattungen dieser Familie fünf Staubblätter besitzen wie *Mirabilis, Abronia* etc. hat *Bougainvillea* deren acht. Es entstehen zuerst fünf grössere Staubblattanlagen, welche mit den Kronenblättern alterniren. Bald aber schieben sich zwei oder drei andere Staubblattanlagen zwischen sie ein, drei von den grösseren Staubblattanlagen alterniren dann noch mit den Kronenblättern, die andern nicht, sie sind durch das Wachsthum des zwischen ihnen gelegenen Blüthenbodenstückes von einander entfernt worden, und hier treten dann die neuen Staubblattanlagen auf.

---

[1]) Buchenau, Morpholog. Bemerkungen über einige Acerineen. Bot. Zeit. 1861. pag. 37 ff.

[2]) Der Fall von *Acer*, und ganz analog der von *Tropaeolum*, auf den hier nicht eingegangen werden kann, liesse sich auch so auffassen: Je zwei Staubblattpaare entstehen wie z. B. bei *Potentilla* im Anschluss an ein Petalum, das fünfte zwischen zwei Petalis. Dadurch sind drei grössere Lücken geschaffen, in welche drei weitere Staubblattanlagen interponirt werden.

[3]) Duchartre, Observations sur l'organogénie florale et sur l'embryogénie des Nyctaginées. Ann. d. scienc. nat. série 3 t. 91848. pag. 163 ff.

Es ist klar, dass die eben besprochene Interponirung von Staubblättern ein von der Bildung alternirender Quirle nur graduell verschiedener Vorgang ist, bei der gewöhnlichen Alternation rücken aber die erstgebildeten Staubblätter nicht so weit auseinander wie im zweiten Fall: die neu entstehenden Staubblattanlagen stellen sich vor die Lücke zwischen je zwei der älteren, nicht in dieselbe. Weitere Beispiele für Interposition werden unten bei Besprechung der Blüthenentwicklung der Rosaceen aufzuführen sein. Hier ist zunächst noch eine Annahme zu erörtern, die in vielen Fällen zur Erklärung der Thatsache, dass das Androeceum aus mehr Gliedern gebildet wird als das Perianthium, zu erörtern — die Theorie des Dédoublements.

Der Urheber der Dedoublementstheorie ist MOQUIN-TANDON, oder vielmehr, wie derselbe in seinem »essai sur les Dédoublements ou multiplication des végétaux«, Paris et Montpellier 1826, hervorhebt, DUNAL. Später wurde derselbe Begriff als Chorise bezeichnet, ein Name, der ebenfalls von DUNAL herrührt, welcher auch der Autor des Ausdrucks Carpell ist (vergl. über diese Terminologie: MOQUIN-TANDON, éléments de tératologie végétale. Paris 1841. pag. 335 ff.). Die deutschen Autoren unterscheiden zwischen »Spaltung« (im engeren Sinne) und eigentlichem Dédoublement oder Chorise: wenn die aus einem gemeinsamen Primordium hervorgegangenen Theile als Hälften eines Ganzen erscheinen, so spricht man von Spaltung, hat jedes derselben die Beschaffenheit eines ganzen Blattorganes, von Dédoublement oder Chorise.[1] — Die ursprüngliche Definition MOQUIN-TANDON's lautete (a. a. O. pag. 8): *»ainsi lorsqu' à la place d'une étamine, qui existe ordinairement dans une symmetrie organique,*[2]) *on trouve plusieurs étamines celles ci sont plusieurs par dédoublement ou par multiplication«.* Haben wir nun ein Recht zu einer solchen Annahme? — Sie beruht zunächst rein auf einer Vergleichung. Man kann ebenso gut sagen, wenn eine Frau Zwillinge gebiert, so ist das ein Dédoublement, weil man dann an Stelle eines Kindes zwei vorfindet. Es fragt sich aber, wenn der Ausdruck einen greifbaren Sinn haben soll: sind die Zwillinge entstanden durch Spaltung einer Embryonalanlage oder durch Befruchtung und Weiterentwicklung zweier unabhängig von einander entstandener Eier? Es ist klar, dass nur die Entwicklungsgeschichte darüber Auskunft geben kann, welches der wirkliche Vorgang ist. Unter Dédoublement versteht MOQUIN-TANDON auch die Fälle, in denen man heutzutage von verzweigten Staubblättern spricht, z. B. *Hypericum*, übrigens zählt er zu den Fällen, in welchen Dédoublement stattfinde, auch die Ranunculaceen, Anonaceen, überhaupt alle Pflanzen mit vielen Staubblättern. Dasjenige Dédoublement, welches dem heutzutage mit diesem Worte verbundenen Sinne entspricht, ist das *»dédoublement complet mais simple«*, die durch Dedoublement entstandenen Organe stehen dabei entweder auf einer Linie nebeneinander oder stehen in mehreren Phalangen um das Gynaeceum wie bei *Hypericum*. Ersteres ist z. B. der Fall bei *Alisma Plantago »six étamines opposées deux à deux à chacun des trois pétales et produites par le dédoublement de trois étamines chacun à deux«*. Untersuchen wir nun aber diesen Fall genauer, so zeigt die Entwicklungsgeschichte[3]) keineswegs, dass zwei Staubblattanlagen aus Spaltung einer ursprünglich einfachen hervorgegangen sind, sondern im Gegentheil, dass die beiden angeblichen Spaltstücke vollständig von einander getrennt, und zwar durch eine Ecke des Blüthenbodens von einander gesondert entstehen. Ja sagt man, dann ist das Dédoublement eben »congenital«. Mit andern Worten, wir beruhigen uns über die Thatsache, dass an Stelle einer Organanlage zwei vollständig unabhängige entstehen, damit, dass wir diese Thatsache mit zwei Worten umschreiben, die auch nichts weiter besagen, als dass von einer Spaltung resp. Verzweigung von

---

[1]) Vergl. z. B. EICHLER, Blüthendiagramme I. pag. 5.

[2]) Darunter versteht er mit DE CANDOLLE das, was man jetzt mit den Ausdrücken »Bauplan, Typus« etc. bezeichnet.

[3]) Vergl. BUCHENAU, Ueber die Blüthenentwicklung von *Alisma* und *Butomus*. Flora 1857, pag. 241. — GOEBEL, Beiträge etc. Bot. Zeit. 1882.

Anfang an nichts zu sehen ist, aber von manchen für eine »Erklärung« angesehen werden. Wer consequenter ist, erklärt, dass das »congenitale Dedoublement« denn doch ein wirkliches sein könne, da unsere Untersuchungsmethoden, was ja gewiss richtig ist, unvollkommen seien, und die Spaltung sehr früh stattfinde. In vielen Fällen ist aber, wie sich aus der ganzen Configuration der betreffenden Blüthen, auch z. B. der von *Alisma* ergiebt, dieser Einwand ganz unstichhaltig, und zudem ist die allgemeine Anschauung, aus der er geflossen ist, keine solche, die uns veranlassen könnte, sie um allen Preis festzuhalten. Es lässt sich nämlich für eine Anzahl von Fällen zeigen, dass der Ersatz eines Staubblatts durch zwei oder mehr durchaus nicht auf Spaltung beruht, sondern zusammenhängt mit Wachsthumsverhältnissen des Blüthenbodens und Schwankungen in der Grösse der Organanlagen. So bei den Rosaceen, wie unten näher ausgeführt werden soll. Eine »Erklärung« ist auch hiermit nicht geliefert, sondern nur eine der Bedingungen oder begleitenden Umstände klargelegt, unter denen die betreffende Erscheinung auftritt, eine Erklärung besitzen wir über die Ursachen derartiger Wachsthumsverhältnisse überhaupt nicht, auch die Thatsache, dass gewöhnlich Alternation stattfindet, ist nur eine Erfahrungsthatsache, über deren Grund wir nichts wissen.

Damit soll das Vorkommen von Verdopplung gar nicht geleugnet werden, warum sollten Staubblattanlagen sich nicht ebenso gut dichotomiren oder sonst verzweigen können wie andere Organanlagen? Nur ein »congenitales Dedoublement« existirt für mich nicht, sondern wo man Verdopplung annimmt, muss sie auch nachgewiesen werden, so gut das eben bei unseren gegenwärtigen Hilfsmitteln geht. Es findet sich solche Verdopplung in der That auch z. B. bei *Phytolacca*, wahrscheinlich auch den Cruciferen. Das Vorkommen von Staubblättern, die in ihrem unteren Theile einfach, oben in zwei Filamente gespalten sind, beweist für eine Verdopplung zunächst gar nichts. MOQUIN-TANDON und andere nach ihm haben darin in manchen Fällen allerdings ein »dédoublement incomplet« gesehen, wobei die gemeinsame Basis den Theil des Organs repräsentirt, der sich nicht gespalten hat. Allein der Vorgang kann ebenso gut auf einer Verwachsung beruhen, wie ich dies für gelegentliche Vorkommnisse bei *Crataegus Oxyacantha* nachgewiesen habe. Staubblätter, welche nicht einmal demselben Wirtel angehören, verwachsen hier so, dass sie ein gemeinsames Basalstück haben (vergl. Fig. 13, Taf. V. Bot. Zeit. 1882).

Ein elegantes Beispiel für Verzweigung gewöhnlich einfacher Staubblattanlagen hat dagegen EICHLER[1]) für die gefüllten Blüthen von *Petunia* aufgefunden. Die wie bei der normalen Blüthe als einfache Höcker auftretenden Staubblattanlagen verzweigen sich hier in verschiedener Weise bei der Füllung in zwei oder mehrere besondere Höcker, welche zu den bei der Füllung auftretenden Blattgebilden werden. Was hier in abnormer Weise vorkommt, das kann sicher in andern Fällen normal sein. Nur erfordert eben jeder einzelne Fall auch sorgfältige Prüfung, denn es kann auf ganz verschiedenen Vorgängen beruhen, wenn bei einer Blüthe an Stelle einer Staubblattanlage deren zwei oder mehr auftreten, und es heisst von vornherein den Weg zu weiterer Forschung abschneiden, wenn man sich überall mit der Annahme einer Verdopplung beruhigt.

Auch an andern Blattgebilden treten Erscheinungen auf, die hier im Anschlusse besprochen sein mögen, nämlich der Ersatz einer einfachen Blattanlage durch deren mehrere. Ein sehr anschauliches Beispiel habe ich für die Hüllblätter, welche an den kolbigen Inflorescenzen unserer *Typha*-Arten stehen, beschrieben. Diese Hüllblätter sind zweizeilig gestellt. Gegen das Ende der Inflorescenzachse hin treten Hüllblätter auf, die tief gespalten sind. So z. B. das in Fig. 61 mit 3 bezeichnete Hüllblatt. Das rechts stehende Theilstück desselben steht schon vollständig isolirt, noch weiter oben bei 5 sind drei vollständig isolirte Blattanlagen aufgetreten. Diese Blattanlagen bleiben auch weiterhin so klein, dass sie im fertigen Zustand nicht mehr hervortreten, resp. unter den Blüthen versteckt sind. Hier liegt also ein Uebergang vom einheitlichen Organ zum gespaltenen bis zum Ersatz durch mehrere getrennte Organe vor. Es wäre nur eine Wortumschreibung, wenn man sagen wollte, das die letzteren tragende gemeinsame Basalstück sei nicht zur Ausbildung gelangt. Der Vorgang ist vielmehr offenbar der, dass gegen das Ende der Inflorescenzachse hin eine, wenn wir uns mit C. Fr. Wolf ausdrücken wollen, »*vegetatio languescens*« stattfindet, eine Schwächung in der Anlage der Vegetationsorgane.[1]) Folge derselben ist Isolirtwachsen einzelner Partieen der Blattanlage, dass die Zone des Inflorescenz-Vegetationspunkts, welche sonst in ihrer Totalität zur Blattanlage auswuchs, nur an einzelnen Stellen noch einige Höcker hervortreibt, während in den Zwischenpartieen das Auswachsen unterbleibt. Es ist mir nicht wahrscheinlich, dass »Dedoublements«-Erscheinungen in Blüthen auf einen analogen Vorgang zurückgeführt werden können. Wohl aber findet er sich, wie Warming[2]) in seiner ausgezeichneten Abhandlung über die Blüthenentwicklung der Compositen gezeigt hat, auch bei andern Hochblättern, und zwar bei den Stützblättern (Brakteen) in den Compositeninflorescenzen. So z. B. bei *Xeranthemum macrophyllum* (a. a. O. pag. 10). Die Blätter des Involucrums gehen hier wie in andern Fällen ganz allmählich in die Stützblätter der Blüthen über. Die äusseren der letzteren sind ungetheilt, die weiter nach innen stehenden zeigen Neigung sich in zwei zu theilen, man findet solche, die halb gespalten sind, dann solche, die zum Grunde getheilt sind, so dass anscheinend zwei völlig selbständige Blättchen vor jeder Blüthe stehen; endlich werden auch diese getheilt, und statt eines Blattes an jeder Blüthe steht eine Anzahl schmal lineare oder bisweilen fast borstenähnliche Blattzipfel, die hyalin oder nur wenig grün sind. Bei einer Anzahl anderer Cynareen findet man nun Blüthen, die von Spreuborsten umgeben sind, welche in grösster Zahl und in (für uns) grösster Unordnung die Zwischenräume zwischen den Blüthen ausfüllen, so bei *Cirsium, Carduus, Centaurea.* Uebergänge zwischen den Involucralblättern und diesen Borstenbildungen kennen wir aber nicht. Das die Borsten an Stelle der Brakteen getreten sind, ist zweifellos, aber wir können sie nicht als »die am weitesten fortgeschrittene Stufe von der Zertheilung der Brakteen betrachten« (Warming, a. a. O. pag. 11) sondern als Ersatz derselben, als eine Neubildung, die an die Stelle derselben getreten ist.

---

[1]) Einige Bemerkungen über den Bau der Cruciferenblüthe und das Dédoublement. Flora 1869.

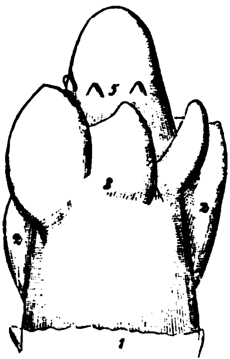


Fig. 61. (B. 382.)
Oberes Ende einer jungen, noch blüthenleeren Inflorescenzachse von *Typha angustifolia*. 1 und 2 untere Enden der zweizeilig stehenden Hüllblätter, bei 3 und 5 sind statt eines Blattes mehrere aufgetreten.

Es liegt nahe die Spreuborsten der Compositen mit den Schuppen zu vergleichen, welche in ähnlicher Unregelmässigkeit zwischen den männlichen *Typha*-Blüthen auftreten. Möglich dass auch hier früher Bracteen gestanden haben, die durch jene zahlreichen Schüppchen ersetzt werden. Bei den Compositen wenigstens wissen wir, dass diesen Ersatzbildungen der Bracteen auch eine bestimmte Function beim Ausstreuen der Samen zukommt: sie funktioniren als Widerlager für den sich ausbreitenden Pappus und dienen so dazu die Früchte mit emporzuheben.

---

[1]) Ein weiteres Beispiel möge diese Ansicht stützen. Die *gluma inferior* der *Lolium*-Aehrchen schlägt bekanntlich gewöhnlich fehl. Bei *Lolium temulentum* fand ich sie (wie auch andere Autoren) in zahlreichen Fällen, namentlich an den unteren Blüthen einer Inflorescenz entwickelt. Selten aber in Form eines ganzen Blattes, viel häufiger fanden sich statt desselben zwei rudimentäre durch einen breiten Zwischenraum von einander getrennte Blättchen, deren eines zuweilen ebenfalls verkümmert. Auch an Uebergängen zu ungetheilten Spelzen (solche mit tiefem Einschnitt etc.) fehlt es nicht. Da die weit getrennten, die untere *gluma* vertretenden Blättchen höchst wahrscheinlich auch gesondert angelegt werden, so schliesst sich dieser Fall ganz dem obigen an.

[2]) Warming, Die Blüthe der Compositen. Bonn 1876. (Botan. Abhandl. herausg. von Hanstein. III. Bd. 2. Heft).

Ueberblicken wir das oben Gesagte speciell betreffs der Giltigkeit einer Annahme von Dédoublement im Androeceum, so ist als Princip für das folgende festzuhalten, dass der Begriff Dedoublement in so vagem Sinne, wie ihn Moquin-Tandon und viele andere nach ihm gebraucht haben, nicht festgehalten werden kann, sondern dass es zur Begründung desselben nicht nur des einfachen Nachweises, dass an Stelle eines Organs mehrere stehen, bedarf, sondern einer entwicklungsgeschichtlichen Begründung.

Eine solche ist nun zunächst für manche Fälle leicht zu liefern, in denen schon der fertige Zustand uns Anhaltspunkte dafür an die Hand gibt. In den Blüthen von *Adoxa* z. B. sind (in den fünfzähligen Seitenblüthen) scheinbar 10 Staubblätter vorhanden, welche paarweise mit den Kronenblättern alterniren, allein nur einfächerige (im reifen Zustand) Antheren besitzen. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass hier in der That eine Spaltung ursprünglich einfacher Staubblattanlagen vorliegt (Payer, Taf. 86), jede Hälfte entwickelt sich gewissermaassen zu einem halben, nur eine Theca besitzenden Staubblatt. Und Aehnliches wissen wir noch von einer Anzahl anderer Fälle, z. B. den Malvaceen, wo jedes einzelne Staubblatt sich ebenfalls in zwei, einfächerige Antheren bildende Hälften spaltet, anderer Beispiele nicht zu gedenken.

Davon verschieden sind die Fälle, in welchen insofern eine wirkliche Verdoppelung, nicht eine Spaltung stattfindet, als die beiden Hälften zu vollständigen, wie gewöhnlich zweifächerigen Antheren werden. Beispiele dafür bieten Payer's Angaben für *Phytolacca* und *Rumex*. Alternirend mit den Perigonblättern treten bei *Phytolacca* zunächst einfache Höcker auf, die sich dann in zwei Theile spalten, deren jeder zu einem vollständigen Staubblatt sich entwickelt, und dieser Vorgang wiederholt sich bei *Phytolacca icosandra* sogar noch einmal bei einem zweiten Staubblattwirtel. Bei *Rumex*, wo sich das Androeceum aus sechs äusseren und drei inneren Staubblättern zusammensetzt, sind die äusseren aus Spaltung je einer ursprünglich einheitlichen Anlage hervorgegangen. Auch bei den Cruciferen entstehen die vier langen Staubblätter nach Eichler aus Verdopplung von je zwei mit den kürzeren Staubblättern alternirenden Primordien, doch ist hier die Verdopplung nicht zweifellos nachzuweisen, und die Analogie mit den verwandten Papaveraceen,¹) liesse hier auch die Annahme von zwei Paaren, nicht aus einer einzigen Anlage hervorgegangenen Staubblättern zulässig erscheinen.

Zwischen »Dédoublement« und Verzweigung einer Staubblattanlage besteht kein principieller Unterschied. Das zeigen schon Fälle wie der von *Ricinus*. Die ursprünglich einfache Staubblattanlage gabelt sich hier wiederholt, die gemeinsamen Fussstücke der so entstandenen Verzweigungssysteme strecken sich

---

¹) Vergl. Benecke, Zur Kenntniss des Diagramms der *Papaveraceae* und *Rhoeadinae*. Engler's Jahrb. II. pag. 373. Bei *Chelidonium* z. B. folgt auf die beiden ersten, mit einander alternirenden vierzähligen Staubblattkreise ein achtzähliger, bei Papaver treten öfters statt eines Staubblattes zwei auf, wie bei den unten zu erwähnenden Rosaceen etc. Andere Thatsachen aber sprechen für die Eichler'sche Auffassung.

zu bedeutender Länge, so dass das fertige Staubblatt einen bäumchenförmigen Habitus besitzt. Zwischen den letzten (Connectiv-) Gabelzweigen findet man hinfällige kleine Schüppchen, eine Erscheinung, die sich auch bei gabelig verzweigten Sprossen wiederholt, sie können vielleicht mit den »Stipellen« verglichen werden, welche wir oben von den Blättern von *Thalictrum* u. a. erwähnt haben.

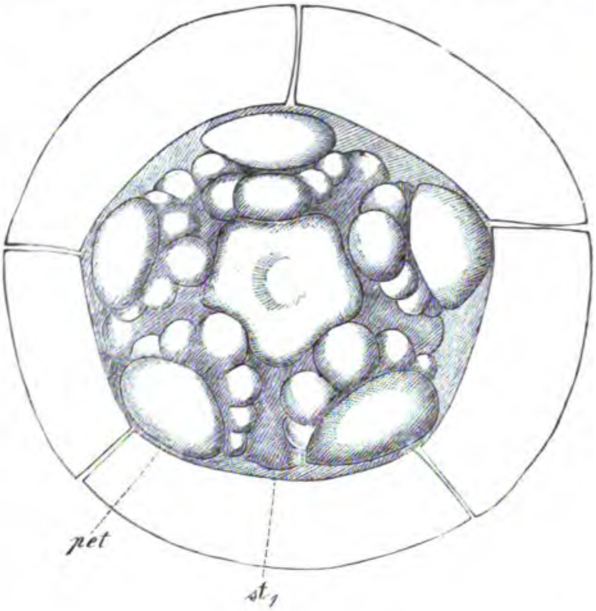
Eine seitliche Verzweigung der Staubblattanlagen findet sich nach Payer und Eichler bei vielen Fumariaceen.[1] Das Androeceum besteht hier (mit Ausnahme von *Hypecoum)* aus zwei mit den innern Blumenkronenblättern alternirenden Bündeln von je drei Staubblättern, von denen die seitlichen, ähnlich wie die Staubblätter von *Adoxa*, nur einfache Staubbeutel besitzen, während das mittlere einen normalen zweifächerigen Staubbeutel hat. Das Androeceum tritt in Form von zwei langgestreckten Primordien in die Erscheinung, aus denen sich dann das mittlere und die beiden seitlichen Staubblätter herausbilden. Ebenso beginnen die Blüthen von *Hypecoum;* allein nachdem die beiden seitlichen Staubblattanlagen in jedem Bündel entstanden sind, vereinigen sich die beiden einander benachbarten seitlichen Staubblattanlagen der beiden Primordien und wachsen nun miteinander zu einem einzigen Staubblatt heran, so dass man vier Paare von vollständigen Staubblättern erhält. Dieser merkwürdige Vorgang steht in der vegetativen Region nicht ohne Beispiel da, er findet sein Analogon erstens an der mehrfach citirten Nebenblattentwicklung von *Galium palustre,* andererseits an den Vorgängen wie sie bei Bildung der Axillarstipeln vorkommen. Auch bei Bildung der Axillarstipeln lösen sich die Seitentheile des Blattes gewissermaassen von der Blattfläche ab, und werden durch die auf der Blattfläche auftretende Sprossung mit einander vereinigt. Erfolgt dieser Vorgang nahe an der Blattbasis wie bei *Potamogeton perfoliatum* so ist diese »Ablösung« ein sehr auffallender Vorgang. Eine solche Ablösung (die in beiden Fällen natürlich nicht in Folge eines mechanischen Processes vor sich geht, sondern auf bestimmten, leicht zu construirenden Wachsthumsvorgängen beruht) findet sich nun auch bei *Hypecoum,* combinirt mit dem in der vegetativen Region nicht seltenen Vorkommniss, dass zwei ursprünglich getrennte Blattanlagen zu einer einzigen »verwachsen.«

Reichere Verzweigung der Staubblattanlagen treffen wir bei manchen Myrtaceen, von denen *Calothamnus* gewöhnlich als Beispiel angeführt zu werden pflegt, das Staubblatt ist hier fiederig verzweigt, und jedes Fiederblättchen trägt einen Staubbeutel, während die Laubblätter der Myrtaceen einfach, unverzweigt sind.

Nicht alle Myrtaceen besitzen indess solche »verzweigte Staubblätter«. Bei manchen sind die Staubblätter gleichmässig vertheilt, bei andern in Gruppen (Adelphieen) gesondert. Es liegt wie ich glaube kein Grund vor, bei *Myrtus, Callistemon* u. a. verzweigte Staubblätter anzunehmen; sondern die einzelnen Staubblattanlagen (vergl. Payer, a. a. O., Taf. 98) entstehen wie bei *Punica Granatum* (a. a. O., Taf. 99) auf der Innenfläche der ausgehöhlten Blüthenachse selbständig. Sie bedecken dieselbe aber nicht ganz sondern lassen die Streifen zwischen den Petalis (deren Anlegung noch näher zu untersuchen ist) frei, dadurch entstehen Gruppen von oft mit einander an ihren Basaltheilen vereinigten Staubblättern; oft wie bei den Lecythideen erstreckt sich diese Vereinigung auch auf sämmtliche Staubblätter. Bei andern Arten wie bei *Calothamnus* können sich dann die Partien der Blüthenachse, auf der die Staubblattanlagen sitzen zu blattartigen Trägern, resp. verzweigten Blättern entwickelt haben. Es frägt sich hier wie in andern Fällen eben, ob die Adelphieen nicht aus einem polyandrischen Androeceum abzuleiten sind,[1] der Name (ob man von verzweigten Staubblättern oder von Parcellenbildung auf dem Blüthenvegetationspunkt spricht), thut nichts zur Sache. Als weiteres Beispiel (für solche verzweigte Staubblätter) seien die Tiliaceen genannt (Fig. 62). Die Blüthen sind fünfzählig; nach dem Auftreten der fünf Blumenblattanlagen wird der gewölbte Blüthenvegetationspunkt durch fünf über die Kelchblätter fallende Furchen in fünf Partien abgegrenzt: Die Anlagen (»Primordien«) ebensovieler sich später verzweigender Staubblätter. Die Verzweigung erfolgt hier an den Rändern dieser Staubblattanlagen, und zwar in absteigender Reihenfolge (Fig. 62), später aber tritt auch vor den Kelchblättern, also zwischen den oben erwähnten Primordien eine Staubblattanlage auf, die sich ebenfalls verzweigen kann (st$_1$ Fig. 62). (Vergl. die Abbildungen bei Payer, a. a. O., Taf. 4, Fig. 16—19). In der fertigen Blüthe tritt desshalb die Entstehung des Androeceums nicht mehr deutlich hervor, weil der Träger der Staubblätter sehr kurz bleibt. — Aehnlich findet man in den Blüthen mancher *Hypericum*-Arten nach dem Auftreten der Petala über denselben fünf grosse Primordien, welche durch Thäler der Blüthenachse von einander getrennt sind, bei andern Arten finden sich in der sonst fünfzähligen Blüthe nur drei solcher Primordien. Auf diesen letzteren findet die Bildung der Staubblätter ausschliesslich statt und die Staubblattbildung wird deshalb als eine Verzweigung dieser Primordien aufgefasst. In der fertigen Blüthe findet man die Staubblätter ihrer Entstehung entsprechend in fünf (resp. in drei) Bündel gesondert. Bei andern Hypericaceen wie *Brathys prolifica* (Payer, a. a. O., Taf. 1. Fig. 19—25) ist nun der Vorgang aber der, dass die Blüthenachse ebenfalls fünf über den Petalis stehende, durch Vertiefungen von einander getrennte Primordien bildet, allein die Staubblätter treten auf jenen Erhöhungen der Blüthenachse zwar vorzugsweise, d. h. zuerst, aber nicht ausschliesslich auf, sondern auch in den Thälern der Blüthenachse findet Staubblattbildung statt. Und Aehnliches gilt z. B. für die Loasaceen.[2]) Demgemäss können wir jene »Primordien« auch anders, d. h. nicht als Staubblattanlagen betrachten, die dann auf ihrem Rücken Auszweigungen, die zu Theilstaubblättern werden, produciren, sondern bezeichnen sie nur als Stellen der Blüthenachse, an denen die Staubblattbildung bei manchen Hypericaceen localisirt ist, und zwar bei Formen, die wir solchen wie *Brathys* gegenüber[3]) als verarmte bezeichnen können, da bei *Brathys* die ganze Blüthenachse noch mit Staubblättern bedeckt ist. Bei manchen *Hypericum*-Arten z. B. *Hypericum aegyptiacum* (vergl. Moquin-Tandon, a. a. O., Fig. 3. Taf. 1) geht die Entwicklung der Blüthenachsenprimordien, auf denen die Staubblätter stehen so weit, dass

---

[1] Vergl. Payer, a. a. O.; Eichler, Ueber den Blüthenbau der Fumariaceen. Flora 1865 u. Blüthendiagramme. II. pag. 195 ff.



(B. 383.) Fig. 62.

Tilia ulmifolia Scop., Oberansicht einer Blüthenknospe, deren Kelchblätter abgeschnitten sind. Vor jedem Blumenblatt hat sich eine Staubblattanlage gebildet, die, sich an ihren Rändern verzweigend, eine Anzahl Seiten-Staubblätter in absteigender Folge bildet. st$_1$ Anlage des episepalen Staubblattes.

---

[1]) Oder umgekehrt ob das Androeceum nicht durch immer weitergehende Reducirung der einzelnen fiederförmig verzweigten Staubblattträger zu einem echt polyandrischen geworden ist.

[2]) Vergl. Goebel, Beiträge etc. III. Bot. Zeit. 1882. pag. 574 ff.

[3]) Ob dies auch in phylogenetischem Sinne gelten kann, ist natürlich ganz unsicher.

dieselben sich als blattartige Träger erheben, welche die Staubblätter tragen. Bei unsern einheimischen *Hypericum*-Arten halten die Staubblätter, ihrer Entstehung entsprechend, nur in Bündel zusammen, wobei die Basaltheile der Staubblätter vielfach mit einander zusammenhängen. Jedes einzelne Staubblatt ist uns also hier eine selbständige Bildung. Dass die Entwicklung der Staubblätter in absteigender Richtung stattfindet, kann uns an dieser Annahme nicht hindern, denn es ist dies ein sehr häufiges Vorkommniss bei den Blüthen, das auch da auftritt, wo der Gedanke an zusammengesetzte Staubblätter ganz ausgeschlossen ist. Man hat ihn freilich auch hier zuweilen anzuwenden gesucht, wie z. B. bei den Cistineen (Fig. 58).

Die Entwicklungsfolge der Staubblätter ist wie die Fig. 58 zeigt, eine absteigende: die Blüthenachse behält hier am längsten in ihrer basalen Region embryonalen oder Vegetationspunktcharakter, die Staubblattentstehung ist deshalb nach unten, nicht nach oben hin gerichtet, die Staubblätter alterniren aber regelmässig miteinander, soweit nicht nach unten, wo der stärker gewölbte Blüthenboden mehr Raum bietet, höhere Zahlen auftreten. Der Versuch, hier eine Anzahl von mit einander verschmolzenen Staubblattprimordien, die sich dann in basipetaler Richtung verzweigen, zu sehen, muss als ein künstlicher aufgegeben werden. Dagegen können wir uns nach dem Obigen sehr gut denken, wie aus einer Blüthe von *Cistus* eine solche wie bei *Androsaemum* und anderen Hypericaceen hervorgehen kann: der Blüthenboden furchte sich durch eine Anzahl von tieferen (im Wachsthum zurückbleibenden) Stellen und nur auf den erhöhten treten weiterhin die Staubblattanlagen auf, ein Entwicklungsgang, der in manchen Fällen dann zur Bildung wirklicher verzweigter Staubblätter geführt hat (*Calothamnus* u. a. Myrtaceen, *Hypericum aegyptiacum* u. a.). Oder umgekehrt, es treten statt auf Primordien die Staubblätter direkt auf dem Blüthenboden in grosser Zahl auf.

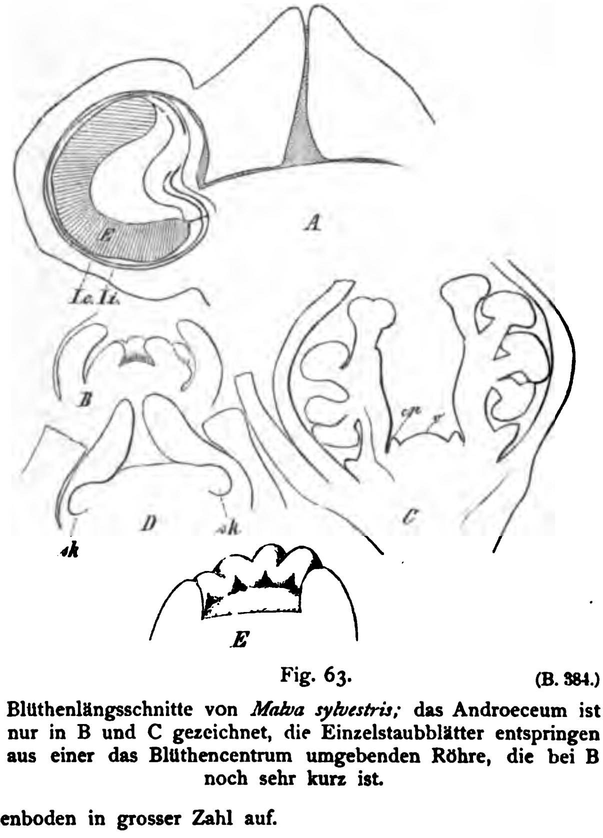


Fig. 63. (B. 384.)

Blüthenlängsschnitte von *Malva sylvestris;* das Androeceum ist nur in B und C gezeichnet, die Einzelstaubblätter entspringen aus einer das Blüthencentrum umgebenden Röhre, die bei B noch sehr kurz ist.

Verzweigung von Staubblattanlagen wird auch angenommen für die Malvaceen[1]), bei welchen eine Complication dadurch eintritt, dass einerseits die sämmtlichen Staubblätter mit einander »verwachsen,« d. h. wie z. B. bei *Althaea* auf gemeinschaftlich emporwachsender Basis emporgehoben werden, andererseits dadurch, dass das Filament jedes Staubblattes tief gespalten ist. Hält man an der Annahme verzweigter Staubblätter fest, so sind dieselben bei den Malvaceen den Kronenblättern opponirt (HOFMEISTER's und SACHS's gegentheilige Ansicht kann ich nicht mehr als zutreffend betrachten). Bei *Malva rotundifolia* findet nach Anlegung der (zunächst klein bleibenden) Blumenblätter auf dem gewölbten Blumenboden die Anlegung von fünf durch seichte Furchen getrennter »Primordien« statt. Jedes derselben liegt über einem Kronenblatt und zeigt ebenfalls eine seichte Vertiefung auf seiner Mitte. Zuerst treten fünf Staubblätter auf, dieselben stehen aber nicht vor der Mitte der Petala, sondern fallen über den einen Rand derselben und zwar wenn ein Staubblatt über dem rechten Rand des betreffenden Blumenblattes steht, so ist dies auch bei allen anderen der Fall. Dann entstehen fünf in den Zwischenräumen zwischen den ersten und etwas tiefer stehende Stamina und so weiter, auf jedem epipetalen Primordium entstehen zwei Reihen von Staubblattanlagen. Die andern Malvaceen weichen davon, wie es scheint, nur wenig ab, wenigstens finde ich, dass PAYER's Figuren sich mit dem von mir an *M. rotundifolia* und *sylvestris* Beobachteten leicht vereinigen lassen; die ersten Staubblätter eines Primordiums mögen wohl anderwärts gleichzeitig paarweise nebeneinander auftreten.

---

[1]) Vergl. Payer, a. a. O., Taf. 6, 7, 8., Frank in Pringsheim's Jahrb. X. Bd. pag. 204 ff.), Schroeter, Sitzber. d. bot. Ver. der Provinz Brandenburg 1881. Daselbst weitere Literatur. — In Folge der Verzögerung des Druckes wird es mir möglich, noch die eben erschienene ausführlichere Abhandlung Schroeter's zu berücksichtigen (Beitr. zur Kenntniss des Malvaceenandroeceums. Jahrb. d. Kgl. bot. Gartens in Berlin, II. Bd.). Schroeter gelangt dort auf Grund von Untersuchungen an *Sida Napaea* und *Hibiscus vesicarius* zu der Ansicht, dass das Malvaceenandroeceum hervorgehe aus fünf epipetalen Staubblättern. Jede der Anlagen theilt sich in zwei nebeneinander liegende ungleich grosse Höcker, von denen der ursprünglich kleinere epipetale sich stärker entwickelt. Durch centrifugale Verzweigung geht aus jedem der 10 Höcker eine Anzahl Staubblattanlagen hervor. Die beobachteten Thatsachen stimmen ganz mit dem oben kurz Mitgetheilten, wo eine Deutung des Gesehenen aus anderwärts zu erörternden Gründen vermieden ist.

Die Annahme verzweigter Staubblätter oder des Dédoublements von Staubblattanlagen ist aber auch in Fällen gemacht worden, in denen sie sicher unberechtigt ist. Auf einige derselben *(Alisma, Cistus)* ist oben schon kurz hingewiesen worden, die instructivsten Verhältnisse aber finden sich bei den Rosaceen.[1]) Eine junge Blüthenknospe eines *Geum*, einer Rose u. s. w. zeigt die gewöhnliche Form dieser Organe: einen breiten, gewölbten Vegetationspunkt, an dem die Kelchblätter in der gewöhnlichen Reihenfolge auftreten. Dann aber vor oder nach der Anlegung der fünf mit den Kelchblättern alternirenden Kronenblätter erhebt sich die peripherische Blüthenachsenzone in Form eines Ringwalls oder Bechers, welcher den mittleren Theil der Blüthenachse, auf dem die Carpelle entstehen, umgiebt. Auf der Innenwand dieses Bechers sprossen die Staubblattanlagen hervor, in nach unten absteigender Reihenfolge, da der Blüthenachsenbecher mit einem interkalaren Vegetationspunkt wächst. Die Zahl der Staubblattanlagen ist nun eine sehr variable, nicht nur bei den verschiedenen Gattungen und Arten, sondern auch bei ein und derselben Art, je nach der Grösse der Staubblattanlagen und je nach den Wachsthumsverhältnissen des Blüthenbodens kurz vor ihrer Entstehung. Es steigt die Zahl der Staubblattanlagen, wenn entweder ihre Grösse abnimmt oder die Blüthenbodenzone, auf der sie entstehen, kurz vor ihrer Anlage an Grösse zunimmt. Je nach dem früheren oder späteren Eintreffen eines der beiden genannten Faktoren erhält man zunächst entweder fünf mit den Blumenblättern alternirende Staubblattanlagen oder es treten sofort nach dem fünfzähligen Blumenblattkreise 10 Staubblätter auf.

Ersteres ist der Fall in der Gattung *Agrimonia*. Nach Anlegung der fünf Petala treten fünf auffallend grosse, mit ihnen alternirende Staubblattanlagen auf, welche den Raum zwischen den fünf Staubblattanlagen ausfüllen. Während nun bei *Agr. pilosa* auf den ersten fünfzähligen Staubblattkreis ein zweiter, mit ihm alternirender folgt (der aber häufig unvollständig ausgebildet ist), nimmt bei anderen Arten derselben Gattung die Grösse der Staubblattanlagen nach Anlegung des ersten Wirtels derselben ab, und auf den ersten fünfzähligen Staubblattkreis folgt ein zweiter, zehnzähliger. Die Glieder desselben schliessen sich paarweise denen des ersten an. Wie a. a. O. näher nachgewiesen ist, lässt sich dies Verhalten nicht auf Dédoublement zurückführen. Es findet dabei ein

---

[1]) Beitr. z. Morphol. und Physiol. des Blattes. Bot. Zeit. 1882. pag. 353 ff.

Schwanken in der Zahl der Staubblätter statt: *Agr. Eupatoria* z. B. besitzt Blüthen, welche 20, und solche, die nur fünf Staubblätter besitzen, und in zahlreichen Fällen schwankt die Anzahl der Staubblätter zwischen diesen Extremen. Es richtet sich dieselbe offenbar nach Ernährungsverhältnissen[1]), und haben wir keinen Grund die vollständigst ausgestatteten Blüthen als die typischen, d. h. also phylogenetisch älteren zu betrachten, wie das auch der Vergleich mit andern Arten zeigt, sondern können aus dem Angeführten nur schliessen, dass hier eine Constanz in den Zahlen der Staubblätter von Anfang an nicht geherrscht hat.

Aehnliche Verhältnisse finden sich bei andern Rosaceen, nur tritt hier die Grössenabnahme der Organe und dementsprechend die Vermehrung in der Anzahl der Staubblätter schon im ersten Staminalkreise ein. Wir sehen also auf die fünf Petala zehn Staubblätter folgen (Fig. 64), die im Allgemeinen so vertheilt sind, dass zwischen je zweien beim Auftreten derselben die gleiche Entfernung besteht. Diese Raumverhältnisse bleiben so bei einer Anzahl von Fällen, z. B. vielen Potentillen; mit dem ersten 10zähligen Staubblattkreis alternirt ein zweiter, in manchen Fällen noch ein dritter 10zähliger. Anders bei *Rubus*, von welchem *Rubus Idaeus* als Beispiel erwähnt sein mag. Auch hier haben die ersten 10 Staubblätter bei ihrer Entstehung annähernd alle gleichen Abstand von einander. Sehr früh aber wird diese Anordnung verändert, indem die vor den Kelchblättern gelegenen Zonen des Blüthenbodens ein beträchtliches Wachsthum erfahren, so dass der Abstand der Staubblätter hier beträchtlich grösser wird, als vor den Blumenblättern. Je nach der Ausgiebigkeit dieses Wachsthums findet man selten eine, gewöhnlich zwei Staubblattanlagen vor den Kelchblättern auftreten. Auch diese können durch weiteres Wachsthum der Blüthenzone wieder auseinander gerückt werden und dann werden zwischen ihnen alsbald weitere Staubblätter eingeschaltet, gewöhnlich eines, je nach der Grösse des Raumes und der Staubblattanlagen auch zwei. Dabei ist, wie das Diagramm Fig. 64, 2, zeigt nicht einmal innerhalb ein und derselben Blüthe die Gleichmässigkeit gewahrt. Auch vor jedem Kronenblatt treten zwei, selten nur ein Staubblatt auf, meist gleichzeitig, oft aber auch eines derselben früher und etwas höher als das andere, so dass zur Annahme eines Dédoublement hier nicht geschritten werden kann. Die weiteren Staubblattanlagen stellen sich dann in die Lücken der vorhandenen.

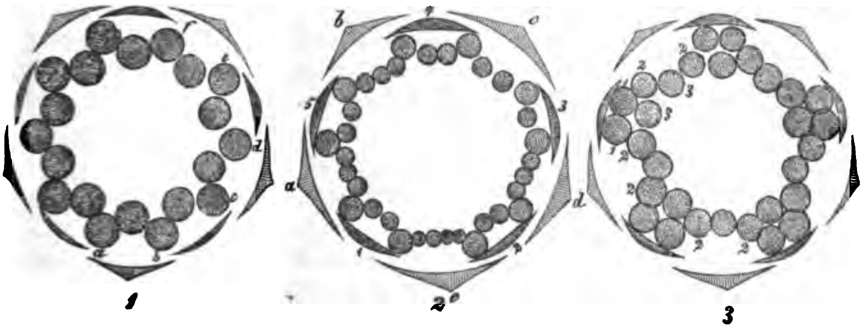


Fig. 64. (B. 385.)

Diagramme für die Staubblattstellung einiger Rosaceen. 1 *Potentilla*-Arten, 2 *Rubus Idaeus* (nur die äusseren Staubblätter gezeichnet), 3 *Potentilla fruticosa*.

---

[1]) Auf Waldboden, an Wegen etc. hat *Agrimonia Eupatoria* z. B. gewöhnlich weniger Staubblätter, als wenn sie in Gartenboden wächst, und auch im letzteren Falle pflegen die obersten Blüthen der Blüthentrauben weniger Staubblätter als die unteren zu besitzen.

Bei anderen Rosaceen (betreffs welcher ich auf die citirte Abhandlung verweise) finden ähnliche Schwankungen in der Zahl der Staubblattanlagen je nach den Raumverhältnissen statt, von Interesse ist dabei, dass Stellungsverhältnisse, die bei der einen Form gelegentlich auftauchen, bei anderen nahezu constant vorkommen. So finden wir z. B. bei *Potentilla nepalensis* gelegentlich zwei Staubblattanlagen statt einer vor einem Kronenblatt, ein Verhältniss, welches bei *Rubus* dann fast constant sich findet. Ganz ähnliche Stellungsverhältnisse wie die Staubblätter der Rosaceenblüthen zeigen übrigens auch andere Organanlagen: so die Stacheln, welche auf der Aussenseite der *Agrimonia*-Receptacula stehen, die Pappuskörper mancher Compositen u. a.

Die Annahme eines Dédoublements ist also für Fälle wie die oben angeführten unstatthaft, und sie ist dies sicher noch für eine Anzahl anderer Pflanzen bei welchen die Staubblätter zahlreicher als die Blumenblätter sind. Ich habe a. a. O. auf die Loasaceen, auf *Citrus* und *Tetragonia* hingewiesen. Bei *Citrus* z. B. ist ein Staminalkreis vorhanden, dessen Gliederzahl eine wechselnde ist, aber immer die des Perianths um ein Vielfaches übertrifft. Es treten zunächst fünf alternipetale Staubblätter auf, an diese schliessen sich ziemlich genau seitlich je zwei andere an, und zwischen diesen treten wie bei *Rubus* zwei oder mehr oder auch nur ein weiteres Staubblatt auf. Es stimmt der Staminalkreis von *Citrus* also ganz überein mit dem äussersten Staubblattkreis von *Rubus Idaeus*. Aehnlich verhält sich auch *Tetragonia expansa*. Auch *Asarum europaeum* möchte ich nach PAYER's Abbildungen (Taf. 109, Fig. 14 und 15) in dieselbe Kategorie stellen, wenn gleich die Art und Weise der Staubblattentwicklung hier noch controvers ist (über die von PAYER abweichenden Angaben BAILLON's vergl. EICHLFR II. pag. 527).

In den oben beschriebenen Fällen war wenigstens bei den ersten Gliedern des Androeceums eine bestimmte Beziehung zu der Corolle zu erkennen. In anderen Fällen fällt auch diese weg, und zwar dann, wenn die Staubblätter nicht im Anschluss an die Corollenblätter, sondern entfernt von denselben auftreten, so bei *Reseda*. Die Staubblätter stehen hier nicht in unmittelbarer Nähe der Petala, sondern auf einer Erhebung der Blüthenachse über denselben und in Folge dessen fallen auch die räumlichen Beziehungen zwischen Staub- und Kronenblättern fort, die Stellung der Staubblätter wird hier nur durch ihre gegenseitigen Beziehungen unter sich geregelt. Ihre Zahl ist keine constante, sie besetzen aber immer vollständig den ihnen zu Gebote stehenden Raum. (vergl. a. a. O. und PAYER, Taf. 39).

Endlich ist hier noch derjenigen Veränderungen zu gedenken, welche nach Anlage des Androeceum mit demselben vor sich gehen. Sie bestehen abgesehen von Verkümmerungen u. dergl. besonders in »Verwachsungen,« die hier wie bei Kelch und Corolle auf einem gemeinsamen Wachsthum der Insertionszone zu beruhen pflegt. Diese »Verwachsung« kann das ganze Androeceum betreffen, wie bei manchen *Acacia*-Arten, z. B. *Acacia Julibrissin*, wo dann also die sämmtlichen, verschiedenen Kreisen angehörigen Staubblätter an ihrer Basis miteinander vereinigt erscheinen oder bei vielen Papilionaceen, bei denen die Staubblätter[1]) in eine Röhre »verwachsen« sind. In anderen Fällen trifft die Verwachsung nur einzelne Theile wie bei denjenigen Papilionaceen, bei denen neun Staubblätter verwachsen, das zehnte frei ist. Ueberall werden die Staubblattanlagen gesondert angelegt und erst nachher mit gemeinsamer Basis emporgehoben. Eine echte Verwachsung tritt also auch hier nicht auf, und zweifelsohne wird die Bezeichnung der Verwachsung in manchen Fällen angewandt, wo wohl ein anderer Vorgang vorliegt. Bei den Malvaceen z. B. bezeichnet man das Androeceum als aus zu einer Röhre verwachsenen Staubblättern gebildet, die einzelnen Staubblätter sind, wie schon oben erwähnt, in zwei Schenkel gespalten, deren jeder einen Staubbeutel trägt. Die Entwicklungsgeschichte dieser Blüthen wurde oben (pag. 303) schon besprochen; die Röhre, aus der die Einzelstaubblätter entspringen, kommt auch hier durch das Wachsthum der Insertionszone derselben zu Stande, man findet frühe schon das Centrum der Blüthen von einem Ringwall umgeben, der die einzelnen Staubblattanlagen dann emporhebt. Auf die Verwachsung des Androeceum mit dem Gynaeceum, wie sie z. B. bei den Orchideen sich findet, sei hier nur hingewiesen.

---

[1]) Sie gehören scheinbar, indem sie auf gleicher Höhe stehen, einem einzigen Kreise an, allein die Entwicklungsgeschichte zeigt deutlich die Zusammensetzung aus zwei alternirenden fünfgliederigen Kreisen.

IV. Entwicklungsgeschichte des Gynaeceums.

Die Fruchtknoten- und Placentenbildung ist sehr vielfach eine crux interpretum gewesen[1]. Vor Allem darum, weil man fast immer bestrebt war, das Schema der vegetativen Gliederung auch in die Blüthenbildung hineinzutragen. Verfolgen wir aber die letztere vorurtheilsfrei, so findet sich, dass hier vielfache Abkürzungen der Entwicklung vorkommen, für welche wir in der Entwicklungsgeschichte der Vegetationsorgane keine Beispiele haben, dass vor Allem die scharfe Abgliederung der Blattgebilde vom Stengelvegetationspunkt hier vielfach unterbleibt. Es ist diese Thatsache mitbedingt dadurch, dass das Gynaeceum das Schlussgebilde der Blüthe darstellt, der Blüthenvegetationspunkt stellt mit der Bildung des Gynaeceums normaler Weise sein Wachsthum ein, und wird in den Aufbau desselben vielfach mit hineingezogen. Trotzdem hat man versucht, durch weitgehende Annahmen von Verwachsungen die Einheit der Vorgänge in beiden Fällen zu retten. Eine weitere Quelle der Complikation war die ängstliche Unterscheidung darüber, was in dem weiblichen Geschlechtsapparat, dem Gynaeceum, axil, was appendiculär sei, d. h. welche Theile des Gynaeceums vom Achsengewebe des Vegetationspunktes direkt, welche von den Fruchtblättern (Carpellen) gebildet werden.

Man vergass dabei dass ja die Carpelle selbst, welche unzweifelhafte Blattgebilde darstellen, entwicklungsgeschichtlich auch nichts anderes sind, als Ausgliederungen des Blüthenvegetationspunktes, Auswüchse der peripherischen Partien desselben, und dass also zwischen Achsengewebe und Carpell nur ein relativer Unterschied besteht, der verwischt werden kann, wenn die Entwicklung einfachere Wege einschlägt. Zu welch sonderbaren Theorien das Bestreben, axile und appendiculäre Theile des Fruchtknotens zu trennen, geführt hat, das erhellt z. B. aus dem zusammenfassenden Abschnitte PAYER's über die Bildung des Pistilles[2]: er gelangte zu der, in dieser Allgemeinheit leicht zu widerlegenden Ansicht, »*je vais montrer, que dans tout pistil il y a une partie axile qui porte les ovules et une partie appendiculaire*«. Nach ihm sind gerade die Fälle, in welchen eine sogenannte axile Placenta auftritt, wie z. B. bei den Primulaceen (darüber s. u.), die klaren, von denen auszugehen ist. Andere finden, dass im Gegentheil die

---

[1] Ausser der citirten entwicklungsgeschichtlichen Literatur ist zu vergleichen: CELAKOVSKY, vergl. Darstellung der Placenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen. (Abh. der k. böhm. Ges. d. Wiss. VI. Folge. 8. Bd. 1876.

[2] Organogénie comparée de la fleur. pag. 728 ff.

Fälle die klarsten seien, in welchen die Samenknospen aus den Carpellrändern entspringen, und suchen ihnen den Ursprung aus einem Fruchtblatt nun überall zu vindiciren, selbst da, wo die direkte Beobachtung zeigt, dass die Samenknospen direkt aus der verlängerten Blüthenachse entspringen, wie z. B. bei den Primulaceen. Man war nämlich vielfach der Ansicht, der »morphologische Werth« der Samenknospen sei ein anderer, wenn dieselben aus dem Blüthenvegetationspunkt selbst entspringen, als wenn sie blattbürtig seien, und da man mit vollem Rechte von dem Satze ausging, dass es unberechtigt sei, einem bei allen Samenpflanzen doch überall unzweifelhaft homologen Organe wie der Samenknospe verschiedene »morphologische Werthe« zuzuerkennen, so glaubte man der Samenknospe auch überall einen blattbürtigen Ursprung vindiciren zu müssen. Für uns ist, wie schon in der Einleitung erwähnt, die Stellung eines Organes für »seine morphologische Natur« überhaupt nicht maassgebend. Wir wissen, dass die Samenknospe einem Sporangium homolog ist und ein Sporangium in ein und demselben Verwandtschaftskreise, dem der Lycopodiaceen, bald wie bei Lycopodium aus der Basis des fertilen Blattes, bald, wie bei *Selaginella* oberhalb eines Blattes aus dem Stengelvegetationspunkt entspringen kann. Wir haben also kein Interesse, den Samenknospen überall einen blattbürtigen Ursprung zu retten und wenden uns nun zur Schilderung der Thatsachen selbst[1].

Hier ist zunächst hervorzuheben, dass das Gynaeceum immer im Centrum der Blüthe steht, also unter allen Umständen den apikalen Theil des Blüthenvegetationspunktes einnimmt, mag derselbe nun kegelförmig gewölbt, flach ausgebreitet oder eingesenkt sein. Der Blüthenvegetationspunkt wird von der Bildung des Gynaeceums oft so in Anspruch genommen, dass er gar nicht mehr gesondert hervortritt, wie dies z. B. die Ansicht einer jungen Blüthe von *Acer Pseudoplatanus* zeigt; man findet zwischen den beiden Fruchtblättern nur noch einen schmalen Strich, der die Stelle des Blüthenvegetationspunktes bezeichnet. In anderen Fällen aber wird nur ein relativ geringer Theil des Blüthenvegetationspunktes zur Gynaeceumbildung verbraucht, und derselbe ist dann auf jüngeren Entwicklungsstadien noch in Mitte des Gynaeceum erkennbar (Fig. 63, *Malva)*.

Das letztere besteht stets aus einem oder mehreren Gehäusen, welche die Samenknospen umschliessen, dem resp. den Fruchtknoten, welcher sich gewöhnlich in einen kürzeren oder längeren Theil, welcher die Pollenschläuche leitet, den Griffel *(stylus)* verlängert, und in einem etwas angeschwollenen oder ausgebreiteten mit Papillen versehenen, zur Aufnahme der Pollenkörner bestimmten Theile der Narbe endigt. Wir nennen den Fruchtknoten monomer, wenn er nur aus einem, polymer, wenn er aus mehreren Carpellen zusammengesetzt ist, apokarp ist das Gynaeceum, wenn die einzelnen dasselbe zusammensetzenden Fruchtblätter nicht mit einander verwachsen (hierher gehören selbstverständlich alle monomeren Fruchtknoten), sondern jedes für sich ein Fruchtgehäuse bildet, synkarp dagegen ist es, wenn zwei oder mehrere Carpelle zur Bildung eines Fruchtknotens sich vereinigen.

Es erscheint zweckmässig, den oberständigen Fruchtknoten, der in der Mitte der Blüthe oberhalb des Androeceums inserirt ist, gesondert von dem unterständigen zu behandeln, obwohl Uebergangsformen zwischen beiden vorkommen, und innerhalb einer und derselben Familie oberständige und unterständige Fruchtknoten sich finden können. Im monomeren Gynaeceum wird der Fruchtknoten selbstverständlich nur von einem Carpell gebildet, im polymeren können die Carpelle entweder frei oder miteinander verwachsen sein, also ein oder mehrere Früchte entstehen.

---

[1] Dieselbe beruht theils auf zahlreichen, eigenen Untersuchungen, theils auf den Angaben PAYER's, a. a. O. Was PAYER's Organogénie betrifft, so stimme ich mit CELAKOVSKY darin überein, dass der Text mehrfach nicht auf derselben Höhe steht, wie das in den unübertrefflichen Tafeln niedergelegte Beobachtungsmaterial.

A. Oberständiges Gynaeceum.

1. Apokarpe Fruchtknotenbildung.

Den einfachsten Fall bietet die Bildung eines Fruchtknotens aus einem einzigen Fruchtblatt (Sporophyll = Carpell), das ursprünglich offen, später mit den Rändern verwächst, und die Samenknospen an den verwachsenen Rändern trägt So ist es z. B. bei den Papilionaceen. Das einzige Fruchtblatt entsteht hier, noch bevor sämmtliche Staubblätter angelegt sind, in Form eines die eine Seite der Blüthenachse umfassenden Hufeisens, allmählich aber umfasst die Carpellanlage den ganzen Achsenscheitel (wie z. B. die Anlage eines Grasblattes, s. p. 217) Das Wachstum ist aber immer auf der Seite das geförderte, wo ursprünglich schon die höchste Erhebung war. Auf einem späteren Stadium[1] finden wir das Carpell in einer Form, welche Payer treffend mit der eines auf einer Seite aufgeschlitzten Sackes vergleicht: die Spalte wird gebildet von den einander genäherten aber noch nicht verwachsenen Rändern. Die Samenknospen sprossen aus diesen Blatträndern hervor, bilden also im Fruchtknoten zwei, der Mittellinie des Fruchtblattes gegenüberliegende Reihen, und indem die Ränder später vollständig mit einander verwachsen, entsteht das bei den Papilionaceen als Schote bezeichnete Fruchtgehäuse, welches ursprünglich einfächerig ist, und nur bei wenigen Arten durch leistenförmige Wucherungen der Carpell-Innenseite in Längs- *(Astragalus)* oder Querfächer *(Cassia fistula)* getheilt wird, eine Erscheinung, welche auch in anderen Fruchtknoten nicht selten ist.

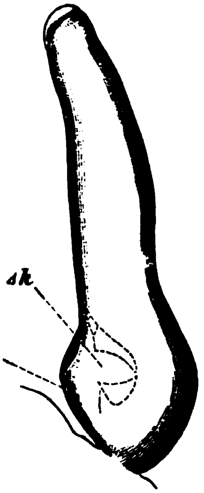


Fig. 65. (B. 886.)

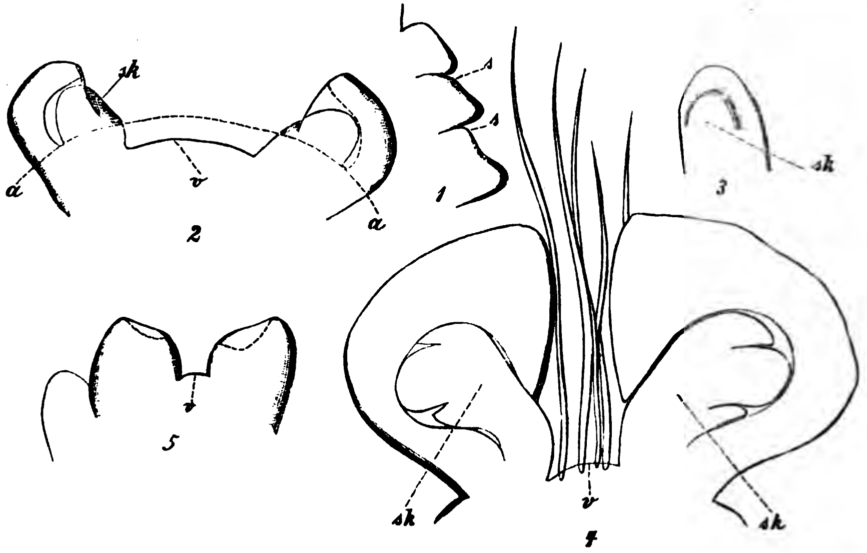
Carpell mit Samenknospe (sk) von *Geum urbanum* s die »Sohle« desselben. Die Samenknospe entspringt nahe dem Rande, oberhalb der »Sohle«.

Zahlreiche monomere Fruchtknoten finden sich bei vielen Rosaceen und Ranunculaceen. Bei den ersteren, von denen die Unterabtheilung der Dryadeen hier etwas näher ins Auge gefasst werden soll, sind die Blüthen perigynisch, d. h. die Kelch-, Kronen- und Staubblätter stehen auf einer becherförmigen Blüthenachsenzone, welche den oberen kuppelförmig gewölbten Theil der Blüthenachse umgiebt, welcher die Carpelle trägt. Die Carpelle entstehen auf der letzteren in Vielzahl und zwar treten die ersten derselben z. B. bei den *Rubus*-Arten auf, ehe die Staubblätter auf der becherförmigen Blüthenachsenzone alle angelegt sind. Ein einzelnes Carpell von *Geum*[2], *Rosa* etc., hat anfangs die Form eines halbkugeligen Höckers, der bei weiterem Wachsthum sich abflacht, ganz wie eine gewöhnliche Blattanlage. Die Oberfläche wird concav, die Ränder nähern sich, und zugleich findet eine bedeutende Verlängerung statt, die Ränder schliessen sich dann wie im vorigen Fall zusammen (Payer, Fig. 15, Tab. 100). Gleichzeitig aber erhebt sich auch die basale Partie der Oberseite des Blattes, ähnlich wie wir dies oben für die Bildung der schildförmigen Blätter geschildert haben. Das jugendliche Carpell ist also an seiner Basis geschlossen, dadurch dass hier das Blattgewebe sich erhebt (Fig. 65), an seiner Oberseite aber wird es durch die Verwachsung der Blattränder geschlossen. Wir nennen den unteren, das Carpell auf diese Weise abschliessenden nicht durch Verwachsung der Carpellränder entstandenen Theil die **Sohle** desselben. (s. Fig. 65.) Der obere Theil des jungen, sackförmigen Carpelles verlängert sich zu Griffel und Narbe, der untere wird zum Fruchtknoten.

---

[1] Als Untersuchungsmaterial wurde *Vicia Faba* benützt.

[2] Vergl. ausser Payer, Taf. 100 ff. auch Warming, de l'ovule Ann. d. scienc. nat. 6. ser. bot. tome V. pag. 181 ff.



(B. 387.) Fig. 66.

Fruchtknotenbildung von *Ranunculus*. 1—4, *R. sardous*. 1, 2, 4 Längsschnitte durch das Gynaeceum verschieden alter Blüthen, 2 und 4 zeigen die unmittelbar unterhalb des Blüthenvegetationspunktes (v) inserirten Carpelle. sk Samenknospe, s »Sohle« der Carpelle. 3 ein Carpell mit Samenknospe von der Oberseite. 5 Längsschnitt durch die Spitze des Gynaeceums von *Ran. Ficaria;* an den Carpellen hat die »Sohlen«-Bildung begonnen.

Die Betheiligung des Gewebes der Carpelloberseite an der Bildung des Fruchtknotens, wodurch derselbe die Kapuzenform (Fig. 65) erhält, ist ein nicht unwichtiger im Folgenden öfters wiederkehrender Faktor. Die Samenknospen entspringen nahe dem Rande aus der Oberfläche des Carpells, bei Rosa in Zweizahl, unmittelbar oberhalb des unteren, sackförmigen Theiles des Fruchtknotens. Bei *Geum* verkümmert von den zwei Samenknospen regelmässig eine schon frühe, häufig aber wird nur eine einzige angelegt (Fig. 65), und diese steht dann unmittelbar oberhalb der unteren Endigung des Spaltes[1], Bei anderen Rosifloren z. B. *Pirus communis* finden sich Uebergänge zur Bildung des unterständigen Fruchtknoten, auf welche unten zurückzukommen ist.

Die Vorgänge, welche bei der Entwicklung des Gynaeceums der **Ranunc laceen** stattfinden, schliessen sich den oben geschilderten an. Die Carpelle vo *Ranunculus*, *Myosurus*, *Anemone* stehen in Vielzahl in spiraliger Anordnung a dem konischen Blüthenvegetationspunkt. Sie produciren hier nur je eine Samenknospe. Das Carpell wird wie bei *Rosa* auf seiner Oberfläche concav (vergl. Fig. 66, 5, von *Ran. Ficaria*), dann wird es kapuzenförmig und die ursprünglich freien Ränder nähern sich, um später zu verwachsen. Dicht unterhalb der Stelle, wo die Verwachsung beginnt, entspringt die Samenknospe, bei *Ranunculus* scheinbar (im Längsschnitt) aus der Achsel des Carpells, in Wirklichkeit aber, wie dies namentlich *Anemone* zeigt, auf dessen Fläche und zwar eben aus der »Sohle« des Carpells, genau unterhalb der Mitte des von den beiden zusammengewölbten Carpellrändern begrenzten Spaltes. Ist die Samenknospe von der Carpellsohle nicht deutlich abgegrenzt, so erscheint sie im Längsschnitt als die direkte Verlängerung derselben, und es sieht so aus, als wäre die Samenknospe achselständig. Andere Ranunculaceen, wie *Clematis calycina* (Payer, a. a. O., Taf. 58, Fig. 18 u. 19) besitzen ausser dieser medianen Samenknospe noch je zwei weitere an jedem Carpellrand: ein Uebergang zu dem unten zu erwähnenden Verhalten von *Helleborus*. Die kapuzenförmige Aushöhlung oder Sohlenbildung des Fruchtblattes beruht genau auf demselben Vorgang wie die Bildung der gespornten Petala von *Delphinium* (vergl. Payer, Organog. Pl. 55, Fig. 20—27), auch dort concave Aushöhlung der Oberseite, verbunden mit dem Auftreten eines Querwulstes an der Basis des Petalums, genau so wie die Bildung der Schläuche von *Utricularia* oder der zu Nektarien umgebildeten Petala von *Helleborus*. Bei letzterer Gattung finden wir die Carpellentwicklung und die Samenknospenbildung in ganz ähnlicher Weise verlaufen, wie bei den Papilionaceen, es finden sich zahlreiche, in zwei den verwachsenen Rändern genäherten Reihen angeordnete Samenknospen.

---

[1] Ebenso wie der fertile Blatttheil von *Botrychium* und *Ophioglossum* nicht seitlich a sterilen, sondern auf der Oberfläche desselben entspringt, während bei *Ophioglossum palmatum* wo mehrere fertile Theilblättchen vorhanden sind, die Stellung derselben die gewöhnlich seitliche ist.

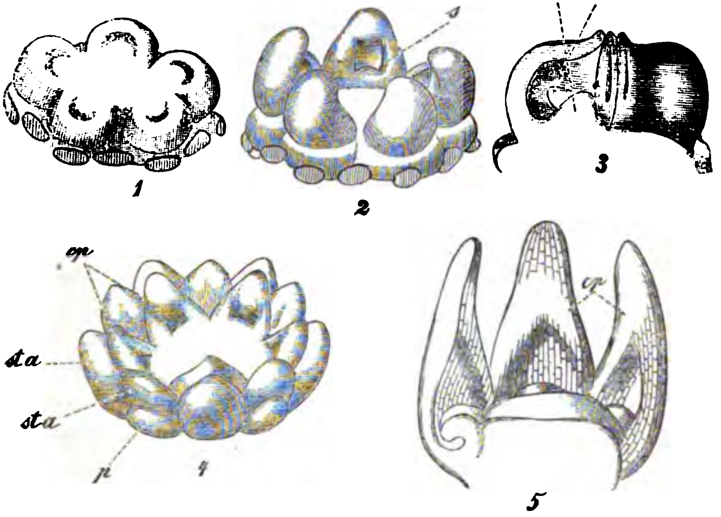


Fig. 67. (B. 388.)

(Nach Payer) 1—3 *Ailanthus glandulosa*, Fruchtknotenentwicklung, bei s Sohle der Fruchtblätter, sk Samenknospe. 4 und 5 *Coriaria myrtifolia:* die Samenknospen (sk) entspringen wie bei *Ailanthus* vor der Mitte der Fruchtblätter, eine »Sohle« ist hier aber nicht wahrzunehmen.

Mit mehr Recht, als bei den Ranunculaceen kann man bei einigen andern apokarpen Gynaeceen von Samenknospen sprechen, welche in der Achsel des Carpells aus der Blüthenachse entspringen. Die Fig. 67 giebt dafür zwei sehr instructive Beispiele. Bei beiden, bei *Ailanthus* wie bei *Coriaria* werden unterhalb des breiten, abgeflachten Vegetationspunktes fünf Carpelle frei von einander angelegt. Die Carpelle von *Ailanthus* nun zeigen eine ganz ähnliche Kapuzenbildung wie die von *Ranunculus*, wie dies namentlich in Fig. 67, 2, an dem hinteren Carpelle zu sehen ist. Bei s ist die Carpellsohle, oberhalb derselben ein breiter, viereckiger Spalt, der später durch Verwachsung der Ränder geschlossen wird (Fig. 67, 3). Dass (ähnlich wie bei den Papilionaceencarpellen) der Spalt sich nicht bis zur Carpellspitze fortsetzt, beruht nicht darauf, dass hier ein der Sohlenbildung analoger Process eintritt, sondern auf starkem Flächenwachsthum unterhalb der Carpellspitze. Das Carpell sitzt hier aber der Blüthenachse mit breiterer Basis auf, als bei *Ranunculus*, in Folge davon sieht es auf einem Längsschnitte so aus, als ob die Carpellsohle (s. Fig. 3) eine Sprossung der Blüthenachse selbst sei. Der Vorgang ist aber offenbar ein ganz ähnlicher wie bei *Ranunculus*, nur dass eben die Trennung zwischen Carpell und Blüthenvegetationspunkt eine weniger scharfe ist. Bei *Coriaria* dagegen sehen wir die Carpellsohle gar nicht mehr vorhanden: die Samenknospe entspringt, wie Fig. 67, 5, zeigt, vor der Mitte des Fruchtblattes aus dem Blüthenvegetationspunkte selbst. Wie die Carpellsohle verlaufen würde, wenn sie vorhanden wäre, ist durch die Punktirung an dem Carpelle links angedeutet. Es wäre dann die Carpellsohle auf der der Blüthenachse zugekehrten Seite mit letzterer verwachsen, und die Samenknospe hätte einen ähnlichen Ursprung, wie die von *Ranunculus sardous*. Wir brauchen uns in der Fig. 66, 2, von *Ranunculus sardous* nur zu denken, der Blüthenvegetationspunkt erstrecke sich bis zu der gestrichelten Contour, so haben wir einen ähnlichen Fall wie bei *Coriaria:* es würde dann den Anschein gewinnen, als ob die Samenknospen in den Achseln der Carpelle entsprängen, weil die »Sohlen« der letzteren sich nicht vom Blüthenvegetationspunkt getrennt haben oder vielmehr überhaupt nicht zur Ausbildung gekommen sind. Es kann aber nicht als eine zutreffende Bezeichnung gelten, wenn einige Morphologen in diesem Falle die »Sohle« des Carpells mit der Blüthenachse »congenital« verwachsen oder verschmolzen sein oder an derselben »hinauflaufen« lassen. Sie ist eben überhaupt nicht zur Ausbildung gekommen, wir sind bis jetzt nicht im Stande, nachzuweisen, dass das der »Sohle« in Fig. 67, 5, entsprechende Gewebe eine andere Beschaffenheit hat — obwohl dies ja ganz wohl denkbar wäre — als das des Vegetationspunkts.[1]) Ein mit dem Vegetationspunkt der Blüthe gleichartiger, nicht von ihm abgegliederter Theil aber gehört eben dem Vegetationspunkt selbst an. Dabei kann in den verschiedensten Abstufungen das Unterbleiben selbständiger Ausgliederung am Vegetationspunkt erfolgen. Es wurde bei Besprechung der Blattentwicklung darauf aufmerksam gemacht (pag. 211), dass die Rindensubstanz des Stengels häufig aus den basalen Theilen von Blattanlagen gebildet werde, eine Thatsache, die darauf hinweist, dass ein ängstliches Auseinanderhalten dessen, was dem Blatte und was dem Stengelvegetationspunkt angehört, zu unfruchtbaren Ergebnissen führen muss. Aehnlich verhält es sich in der Blüthe, wo wie mehrmals betont wurde, die Trennung von Blatt und Stengel ohnehin, namentlich im Gynaeceum eine weniger scharfe wird. Der Streit über den achsen- oder blattbürtigen Ursprung der Samenknospen aber verliert eben damit seine Bedeutung und sein Interesse, zumal der Ursprungsort der Samenknospe für die Frage nach dem »morphologischen Werth« derselben für uns nicht ins Gewicht fällt. Phylogenetisch aber können wir uns ganz gut denken, wie aus einer *Ranunculus*-Placentation die von *Ailanthus* und schliesslich *Coriaria* wird, der letztere Modus findet sich übrigens auch bei synkarpen Gynaeceen verbreitet. Denken wir uns die Samenknospe ebenso entspringend wie bei *Coriaria*, aber das Gynaeceum monomer, und den Blüthenvegetationspunkt zur

---

[1]) In diesem Falle würde die eben berührte Auffassung natürlich nicht blos eine formal vergleichende, sondern eine reale Bedeutung haben.

Bildung der Samenknospe ganz aufgebraucht, so wird die letztere terminal am Blüthenvegetationspunkt angelegt. So ist es z. B. bei den Gräsern. Das Carpell erscheint hier (ebenso wie das Laubblatt der Gräser, vergl. pag. 217) zunächst als ein den (Blüthen)-Vegetationspunkt einseitig, dann allseitig umfassender Ringwall. Die einzige Samenknospe geht hier aus dem Blüthenvegetationspunkt selbst hervor (ist eine terminale Neubildung auf demselben) sie wird aber später gewöhnlich auf die Seitenwand des Carpells verschoben.

Als weiteres Beispiel für derartige Lagenveränderungen der Samenknospe (die sich namentlich auch im unterständigen Fruchtknoten häufig finden) sei hier die Resedacee *Astrocarpus sesamoïdes* genannt (Payer, a. a. O., Taf. 40). Das apokarpe Gynaeceum besteht aus 6 Carpellen, in deren jedem eine Samenknospe nahe der Carpellbasis aus der Innenfläche desselben entspringt. Die Carpellsohle entwickelt sich hier kaum, wohl aber wächst der basale Theil des Fruchtblattes unterhalb der Samenknospeninsertion hier stark, so dass die fertige Samenknospe dann aus der Mitte der Innenfläche des fertigen Carpells entspringt. Eine derartige Insertion der Samenknospe gehört zu den Seltenheiten, indess finden wir bei der Nymphaeacee (Unterabtheilung der Cabombeen) *Brasenia* die Samenknospen auf der Mittellinie der Fruchtblätter befestigt (Eichler, Blüthendiagramme, II. pag. 177) und bei *Butomus* finden wir sie ebenfalls auf der Carpellfläche, nur die Mittellinie freilassend.

Uebrigens braucht bei monomeren, nur eine Samenknospe producirenden Gynaeceen die erstere durchaus nicht immer terminal zur Blüthenachse zu sein. Würde bei *Geum*, dessen Carpellentwicklung oben besprochen wurde, das Gynaeceum auf ein Carpell reducirt, das nahe dem Blüthenvegetationspunkt angelegt wird, so dass eine Achsenspitze nach dem Auftreten des Carpells überhaupt nicht mehr erkennbar ist, so kommt eine Fruchtknotenbildung zu Stande, ganz ähnlich der von *Sanguisorba officinalis* (Payer, Taf. 103, Fig. 28—44). Der Blüthenvegetationspunkt ist hier in solcher Ausdehnung zur Carpellbildung verwendet worden, dass die Spitze desselben nicht mehr gesondert hervortritt. Die Samenknospe entsteht aber ganz ähnlich wie bei *Geum* an der Carpellsohle.

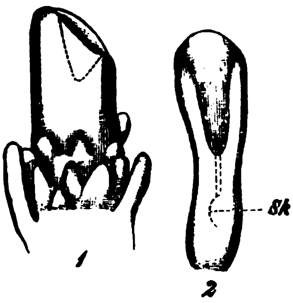


Fig. 68. (B. 389.)

Weibliche Blüthen von *Typha angustifolia*. Sie bestehen aus einem einzigen Fruchtblatt mit einer Samenknospe (Sk), 1 eine junge Blüthe, an der Basis umgeben von einem Borstenkranze, der Blüthenvegetationspunkt ist nicht mehr erkennbar.

Von andern analogen Fällen seien hier nur die Laurineen und Thymeleen genannt (Payer, Taf. 96) und als besonders deutliches Beispiel *Typha* (Fig. 68). Die weibliche Blüthe besteht nur aus einem Carpell, das an seiner Basis mit einer Anzahl von Borsten besetzt ist (vergl. Fig. 67, 1). Die weibliche Blüthe hat zunächst die Gestalt eines annähernd cylindrischen oben mit einer halbkugligen Wölbung abschliessenden Zapfens. Das Carpell wird angelegt, indem die Spitze der Blüthenanlage sich kraterförmig vertieft, die eine Seite des Randes wächst stärker und bildet später die lange Narbe, der untere geschlossene Theil des Fruchtknotens producirt eine wandständige Samenknospe (sk Fig. 68, 2).

Wenn oben mehrfach (z. B. bei Papilionaceen und Rosaceen) von einer »Aushöhlung« der ursprünglich als halbkugeliger Höcker auftretenden Carpellanlage gesprochen wurde, so ist dies natürlich nur eine Bezeichnung für den äusseren Vorgang der Gestaltänderung, welche durch die verschiedene Wachsthumsvertheilung in den einzelnen Partien der Fruchtblattanlage zu Stande kommt. In andern Fällen, wie bei den Papilionaceen hat die Fruchtblattanlage anfangs nicht annähernd halbkugelige, sondern abgeflachte, meist hufeisenförmige Gestalt, eine Differenz, die auch bei der vegetativen Blattentwicklung auftritt, und der wir eine weitergehende Bedeutung durchaus nicht beilegen.

Ueberblicken wir speciell die Placentation bei den apokarpen Gynaeceen, so finden wir Samenknospen

a) randständig — bei den Papilionaceen,
b) nahe dem Rande aus der Carpellfläche entspringend bei *Helleborus, Delphinium* u. a.,
c) flächenbürtig bei *Butomus, Astrocarpus*,
d) aus der Carpellsohle entspringend: *Ranunculus*. Uebergänge zu diesem Modus von b resp. c aus bei den Rosaceen,
d) in der Achsel des Carpells aus der Blüthenachse: Beispiel *Coriaria*,
e) terminal aus dem Blüthenvegetationspunkt: Gräser.

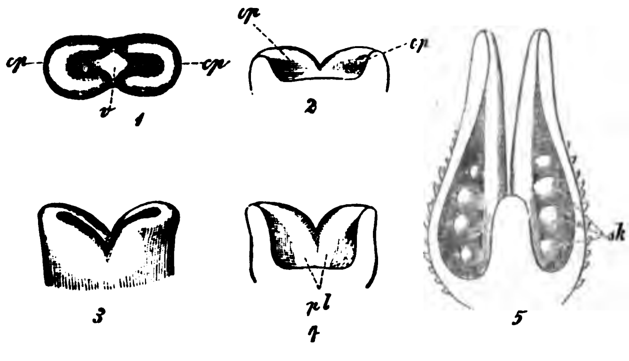
In verschiedenen Familien finden sich neben Formen mit apokarpen Gynaeceen solche mit synkarpen, oder mit Uebergängen zwischen beiden. Es lassen sich zunächst zwei Kategorien synkarper Gynaeceum-Entwicklung unterscheiden: solche, die mit, und solche, die ohne Betheiligung der Blüthenachsenspitze zu Stande kommen. Dass beide Kategorien auch hier nicht scharf trennbar sind, zeigt sich schon in der Thatsache, dass in ein und demselben Fruchtknoten die untere Partie nach dem zweiten, die obere nach dem ersten Modus zu Stande kommen kann. Im Folgenden handelt es sich bei der grossen Mannigfaltigkeit der hier stattfindenden Vorgänge nur um Hervorhebung einiger Beispiele.

2. Synkarpe Fruchtknotenbildung.

a) Ohne Betheiligung der Blüthenachsenspitze.

α) Mit parietaler Placentation.

Einen sehr einfachen Fall zeigt die Ranunculacee *Garidella nigellastrum* (vergl. Payer, a. a. O. und unsere Fig. 69).



(B. 390.) Fig. 69.

Fruchtknotenentwicklung von *Garidella nigellastrum* nach Payer. 1 in Oberansicht, die beiden Fruchtblattanlagen sind hufeisenförmig, v Blüthenvegetationspunkt. 2 Längsschnitt durch den jungen Fruchtknoten. 3 Aussenansicht eines etwas älteren, die beiden Fruchtblätter sind an ihrer Basis »verwachsen«. 4 Längsschnitt eines 3 entsprechenden Stadiums, pl Placenta. 5 Längsschnitt durch einen älteren Fruchtknoten.

Wie Fig. 69 zeigt, sind die Carpelle nur in ihrem unteren Theile mit einander vereinigt, im oberen aber frei. Sie wurden als distinkte hufeisenförmige Wülste angelegt, nach einiger Zeit aber auf gemeinsamer becherförmiger Basis emporgehoben, so dass also das Gynaeceum jetzt die Form eines die Blüthenachse umgebenden Bechers besitzt, der sich nach oben hin in die beiden Carpelle theilt. Die Placenten werden auch hier durch die angeschwollenen Ränder der Fruchtblätter gebildet, und diese Ränder verlaufen selbst über den becherförmigen Theil (Fig. 69, 5) als getrennte Wülste.

In analoger Weise findet sich derselbe Vorgang nun in einer Vielzahl von Fällen, nur dass häufig in der Placentenbildung eine Vereinfachung in der Weise auftritt, dass statt der beiden, den Carpellrändern entsprechenden Placentenwülste auf der Innenseite des Fruchtknotenbechers nur je ein einziger Placentarwulst an der betreffenden Stelle auftritt. Auf diesen Placentarwülsten stehen dann häufig die Samenknospen in Vielzahl, so dass es ganz unmöglich ist, dieselben als aus den Randtheilen eines Fruchtblattes entsprossen zu betrachten. Die Placentarwülste wachsen nicht selten so sehr als Leisten gegen das Centrum des Fruchtknotens hin, dass der letztere dadurch mehrfächerig wird.

Einige Beispiele, bei welchen wir also ausschliesslich von der erwähnten Art der Placentation ausgehen, mögen das Gesagte erläutern. Die Carpelle von *Cistus populifolius* (Fig. 70), werden angelegt in Form von Querwülsten, die einander zwar ziemlich genähert sind, aber anfangs doch nicht unter sich zusammenhängen.

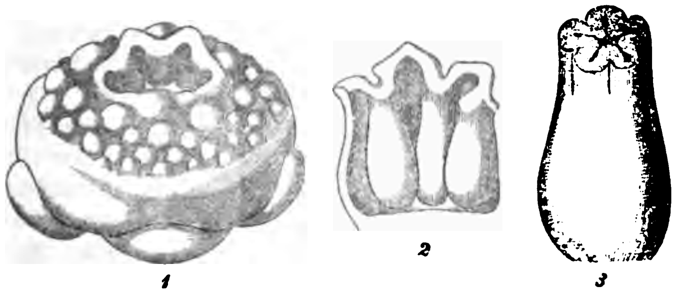


Fig. 70. (B. 391.)

Cistus populifolius (nach PAYER), 1. Blüthe seitlich von oben; der Fruchtknotenbecher mit 5 Placentawülsten ist angelegt, unterhalb derselben zahlreiche Staubblätter. 2 Halbirter Fruchtknotenbecher mit Placentawülsten vor Anlage der Samenknospen. 3 Fruchtknoten zur Zeit der Samenknospenanlegung, der obere Theil desselben wird später zum Griffel.

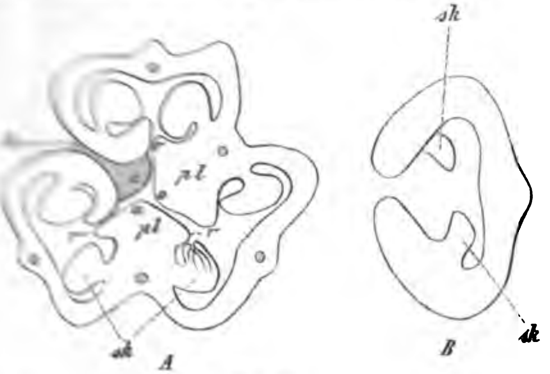
In Fig. 70, I, sehen wir den Fruchtknoten schon in Becherform mit fünf ausspringenden Kanten, deren Spitzen der Mitte der Fruchtblattanlagen entsprechen, welche schon auf gemeinschaftlicher ringförmiger Basis emporgehoben worden sind. An derjenigen Stelle des offenen Fruchtknotenbechers, welcher der Trennungslinie zwischen je zwei Carpellanlagen entspricht, sehen wir je einen auf der Innenwand des Fruchtknotenbechers verlaufenden dicken Längswulst auftreten: die Placenten.[1] Die freien, die Ecken des Fruchtknotenbechers oben abschliessenden Carpellränder wachsen nun in manchen Fällen z. B. *Reseda*, *Hypericum*-Arten zu eben so vielen Griffeln aus, indem sich die Ränder aneinanderlegen und so die Griffelröhre bilden. Wir haben dann also eine Fruchtknotenhöhlung, auf welche mehrere distinkte Griffel zuführen. Bei *Cistus* ist dies nicht der Fall, hier wird die Griffelröhre gebildet durch starke Verlängerung des oberen Theiles des Fruchtknotenbechers. Dass derselbe seinen Anfang genommen hat mit der Bildung von fünf distinkten Fruchtblättern lässt sich äusserlich nur noch an dem Vorhandensein von fünf Narben erkennen (Fig. 70, 3). Die Placenten dringen als Leisten bis in die Mitte des Fruchtknotens hin vor und tragen jederseits zwei Reihen von Samenknospen, der Fruchtknoten wird dadurch unvollkommen fünffächerig.

Eine andere Lage der Placentenwülste, als die angegebene d. h. an der

---

[1] Dieselben brauchen in derartigen Fällen nicht nothwendig als Sprossungen der Innenseite des Fruchtknotenbechers betrachtet zu werden, sondern können gleich anfangs mit demselben emporwachsen; ohne Zweifel kommen beide Fälle vor, bei *Cistus* aber setzen sich nach den PAYER'schen Abbildungen die Placenten nicht auf den Grund des Fruchtknotenbechers fort,

[illegible] Verwachsungsstelle der Fruchtblätter entsprechen würde, wenn [illegible] aus Verwachsung ursprünglicher freier Fruchtblätter zu [illegible] Fruchtknoten dieser Art nicht bekannt. *A priori* wäre es [illegible] denkbar, dass die Placenten z. B. auf der Mittellinie der Frucht- [illegible] wie wir ja wissen, dass Samenknospen in einigen Fällen auf [illegible] Fruchtblätter auftreten. Derartige Angaben existiren auch für [illegible] sie beruhen, wie wir mit Sicherheit annehmen dürfen, auf [illegible] wie die Anschauung, dass die Placenten »vollständige unab- [illegible] mit den Fruchtknoten verwachsene Gebilde« sein sollen, wie [illegible] für *Reseda luteola* und die Cruciferen angiebt. In der That ge- [illegible] successive Querschnitte durch den Fruchtknoten von *Reseda luteola* um [illegible] zu beseitigen oder schon ein einziger Schnitt, wie der in Fig. 71, A, abgebildete, welcher an der Stelle geführt ist, wo sich von dem Fruchtknotenbecher die freien Theile der einzelnen Fruchtblätter trennen. An der mit A bezeichneten Stelle sieht man die Ränder zweier benachbarter Fruchtblätter frei ausgebildet (ein weiter oben geführter Schnitt zeigt drei isolirte Fruchtblätter der Querschnitt eines jeden ist wie in Fig. 71, B). Die beiden freien Ränder gehen nach unten continuirlich über in die Placenta und wir sehen, dass dieselbe hier somit eigentlich zusammengesetzt ist aus Gewebetheilen, welche den beiden Carpellrändern entsprechen, und die Vorsprünge rr bilden und einem Mittelstück, welches aus dem Achsengewebe[2]) zwischen den Carpellen hervorgegangen ist (a Fig. 71). Die freien Carpelltheile selbst können in ihrem unteren Theile ebenfalls noch Samenknospen tragen, wie die beiden Querschnitte, namentlich Fig. 71, B, zeigen. Es stimmt also das Bild, welches ein fertiger oder nahezu fertiger Fruchtknoten von *Reseda luteola* oder auch von *Cistus* giebt, vollständig überein mit der Entwicklungsgeschichte, welche uns zeigt, dass der becherförmige Theil des Fruchtknotens durch interkalares Wachsthum der Insertionszone der Carpelle zu Stande gekommen ist. Die Placenten entstehen an dem Theile des Fruchtknotenbechers, welcher der Verbindungszone zwischen je zwei Carpellen entspricht, es hat sich das Vegetationspunktgewebe hier aber nicht in freie Blattränder und ein zwischen ihnen gelegenes Achsenstück differenzirt, sondern die Placenta erscheint als einheitliche Bildung. Unrichtig aber wäre es zu sagen, sie entstehe durch Verwachsung der Blattränder, oder sie wie Huisgen



(B. 392.) Fig. 71.

Reseda luteola, Fruchtknotenquerschnitte. A an der Grenze zwischen Fruchtknotenbecher und den freien Theilen der Fruchtblätter; bei A sieht man die Ränder zweier aneinander grenzender Fruchtblätter oben frei, unten durch das schraffirte Gewebe a vereinigt. pl Placenten, r Rand der Fruchtblätter, sk Samenknospen. B Querschnitt durch den freien Theil eines Fruchtblattes. Dasselbe trägt auf seiner Innenfläche (Oberseite) zwei junge Samenknospen (stärker vergr. als A).

---

[1]) Huisgen, Untersuchungen über die Entwicklung der Placenten. Bonn 1873 (Dissertation.)

[2]) Dass [illegible] etwa statuirt werden soll, dass die Placenten »axiler Natur« seien braucht n[illegible]gten wohl kaum betont zu werden.

als selbständige mit den Carpellen gleichwerthige »Blasteme« zu betrachten. Ebensowenig Berechtigung hat dies bei den Cruciferen, wo sie von Huisgen[1]) ebenfalls als ein innerer mit den Carpellen alternirender Blattkreis aufgefasst werden, während sie der gewöhnlichen Auffassung zu Folge als aus je zwei eingeschlagenen Rändern der Fruchtblätter verwachsen betrachtet werden.

Ein Querschnitt durch einen Cruciferenfruchtknoten, z. B. den von *Sinapis arvensis* (Fig. 72), zeigt den Fruchtknoten abgetheilt durch eine Scheidewand, an der aber unschwer zu erkennen ist, dass sie hervorgegangen ist aus der Verwachsung zweier in der Mitte des Fruchtknotens einander berührenden Sprossungen, nämlich eben der Placenten (Fig. 72, 4). Der Fruchtknoten vor Anlegung der Samenknospen hat einen elliptischen Querschnitt, die Placenten treten als breite Wülste hervor, auch hier an der Vereinigungsstelle der beiden Fruchtblätter, ein freier Rand der letzteren wird aber weder jetzt noch später ausgebildet. Treten doch die Fruchtblattanlagen selbst, hier, wenn überhaupt so jedenfalls nur sehr kurze Zeit als freie, gesonderte Bildungen hervor, denn sie werden sehr früh schon auf gemeinschaftlicher Basis emporgehoben. Hier wie bei *Reseda* stehen die Samenknospen übrigens nicht am Rande der Placenten, sondern an deren Grund. Ursprünglich ist allerdings das erstere der Fall, dann aber findet eine Verlängerung des mittleren Theiles der Placenten statt, welche im Centrum des Fruchtknotens zusammenstossend und hier mit einander verwachsend die Scheidewand desselben darstellen,[2]) wie dies aus der Vergleichung der Figuren 1, 2, 3, 4 in Fig. 72, hervorgeht.

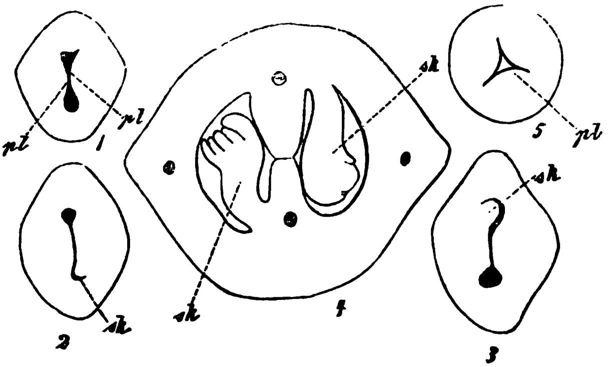


Fig. 72. (B. 393.)

1—4 Fruchtknotenquerschnitte verschiedener Entwicklung von *Sinapis arvensis*. sk Samenknospen, die Placenten in der Mitte mit einander zu einer Scheidewand verwachsen. 5 Querschnitt durch einen jungen Fruchtknoten von *Viola tricolor*. pl Placenta.

Ebensowenig können wir der Meinung beipflichten, dass die Placentarleisten bei *Viola* auf der Mitte der Carpelle verlaufen — es liegt gar kein Grund vor, ihnen hier eine andere Stellung zu vindiciren, als in den oben betrachteten Fällen (vergl. den Querschnitt Fig. 72, 5).

Nur als eine geringe Modification des besprochenen Typus der Fruchtknotenentwicklung können wir es betrachten, wenn die Fruchtblätter bei dem Sichtbarwerden der Fruchtknotenanlage nicht als gesonderte Sprossungen sichtbar sind, sondern der Fruchtknoten gleich in Form eines einheitlichen Ringwalles auftritt. Wir wissen ja auch von der vegetativen Blattentwicklung, ferner der Blumenkrone von *Cucurbita* etc., dass als erste Anlage eines Blattwirtels vielfach zuerst eine ringförmige Erhebung des Stengelvegetationspunktes auftritt, auf der dann erst die einzelnen Blattanlagen hervortreten. Eine solche einheitliche Anlage des Fruchtknotens findet sich z. B. bei *Viola,* manchen Papaveraceen etc.

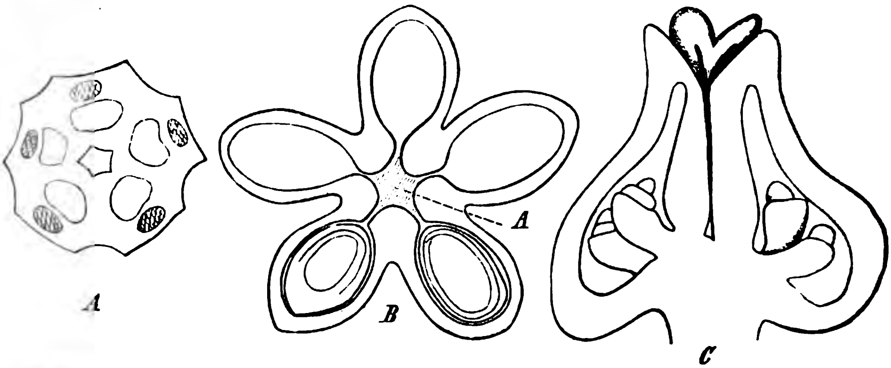
---

[1]) a. a. O., pag. 14. — Vergl. ausser der Darstellung Payer's (Taf. 44) besonders Eichler, Ueber den Blüthenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen, Flora 1865. Meine Beobachtungen über die Carpellentwicklung stimmen mit denen Eichler's ganz überein.

[2]) Nicht bei allen Cruciferen findet sich eine solche Abtheilung des Fruchtknotens, bei *Selenia* bleibt die Scheidewand in der Mitte unterbrochen, bei den Isatideen unterbleibt die Scheidewandbildung überhaupt.

β) Mit basaler Placentation.

Es wird unten bei Besprechung der Griffelentwicklung noch darauf hinzuweisen sein, dass vielfach die Placenten nicht in ihrer ganzen Ausdehnung Samenknospen tragen. Bei den Geraniaceen z. B. entsteht ein Fruchtknotenbecher, an dessen Bildung sich fünf Fruchtblätter betheiligen ganz in der gewöhnlichen Weise mit fünf Parietalplacenten. Jede derselben trägt nur an ihrem unteren Theil zwei Samenknospen (Fig. 73, C), im Griffeltheile des Fruchtknotens dagegen verwachsen die fünf Placenten mit einander (Fig. 73, A). Endlich finden wir auch beim synkarpen Fruchtknoten ebenso wie beim apokarpen den Fall, dass auf jedes Fruchtblatt nur eine Samenknospe kommt.[1] Als Beispiel diene *Malva.* Bei *Malva sylvestris* (Fig. 74) entstehen die Carpelle nach Anlage der Staubblattröhre als kleine Protuberanzen am Rande des flach gewölbten Blüthenvegetationspunktes. Vor der Mitte jedes Carpells bildet sich eine Vertiefung (Fig. 74, E), und der Carpellmitte gegenüber entspringt aus dem Blüthenvegetationspunkt die Samenknospe (Fig. 74, B). Bei der derselben Familie angehörigen *Kitaibelia* dagegen ist der Vorgang ein ähnlicher wie bei *Ailanthus* (Payer, Taf. 8, Fig. 19): es erhebt sich das Blüthenachsengewebe vor jedem Carpell zur »Sohle« und trägt die Samenknospe. Die Differenzen von *Ailanthus* und *Coriaria* bestehen eben nur in der synkarpen Ausbildung des Malvaceen-Gynaeceums. Bei anderen Malvaceen wie *Hibiscus* ist die Placentation parietal, ebenso bei *Pavonia.* Die Differenz der Placentation erscheint aber nicht sehr gross, wenn man *Malva* als eine Form betrachtet, bei welcher eine Carpellarsohle nicht zur Ausbildung kam, bei *Kitaibelia* ist dies andeutungsweise noch der Fall, und zwischen Carpellen mit sohlenbürtigen Samenknospen zu solchen, bei denen die letzteren aus Parietalplacenten entspringen, besteht ohnehin keine wesentliche Differenz, oft genug kommt in einem und demselben Carpell beides vor.



(B. 394.) Fig. 73.

Erodium cicutarium. A Querschnitt durch den Griffelkanal, B durch den unteren, samenknospen tragenden Theil des Fruchtknotens, C Längsschnitt eines jungen Fruchtknotens.

---

[1] Bei *Fumaria,* wo Eichler für den aus zwei Fruchtblättern gebildeten Fruchtknoten nur eine Samenknospe angiebt, ist dies nur scheinbar der Fall (Blütendiagr. II. p. 196): drei andere verkümmern regelmässig.

Wäre der Blüthenvegetationspunkt von *Malva*, an welchem die Samenknospen entspringen, in Form einer Placenta ausgebildet, so würde dieser Fall in die nun folgende Kategorie gehören, so aber schliesst sich das besprochene Verhalten doch noch den andern eben geschilderten Fällen an, in denen der Blüthenboden nur insofern in die Fruchtknotenbildung eintritt, als eine ringförmige Zone desselben die Carpellanlagen emporhebt.

b) Synkarpe Fruchtknotenbildung unter Betheiligung der Blüthenachsenspitze.

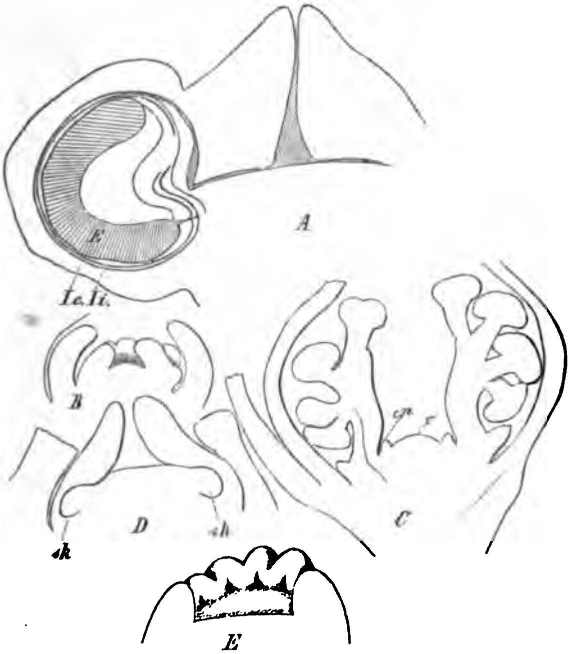


Fig. 74. (B. 395.)

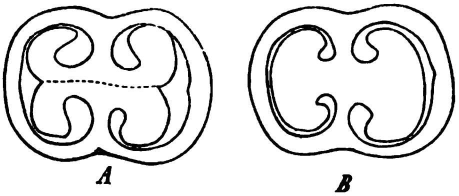
Malva silvestris. A Fruchtknotenlängsschnitt mit Embryo- (E) haltiger Samenknospe. B junge Blüthe, an welcher die Carpelle noch nicht angelegt sind, im Längsschnitt; die den Blüthenvegetationspunkt umgebende Röhre trägt die Staubblätter. C ältere Blüthen mit Carpellanlagen (cp) v Blüthenvegetationspunkt. D in den Achseln der Carpelle sind Samenknospen aufgetreten. E Gynaeceum mit Blüthenvegetationspunkt halbirt.

Es finden sich zunächst Fälle, die dem vorigen sich noch anschliessen. So z. B. bei den Pyrolaceen. Die Anlage des Fruchtknotenbechers geschieht conform den oben beschriebenen Fällen: die Placenten erscheinen als Anschwellungen der Innenwand desselben, der Vereinigungsstelle zweier Fruchtblätter entsprechend. Dann aber bildet sich vor der Mitte jedes Fruchtblattes eine Vertiefung d. h. der Theil des Blüthenvegetationspunktes, an welchem sich die Placenten ansetzen, wächst nun mit dem interkalar in die Höhe wachsenden Fruchtknoten gemeinsam[1]), und die Placentenanschwellungen setzen sich auch über diesen Theil der Blüthenachse fort. So kommt es, dass der Querschnitt eines solchen Fruchtknotens ganz verschiedene Bilder gewährt, je nach der Höhe, in welcher man ihn führt. Je nach der Höhenregion des Fruchtknotens, durch welchen man den Querschnitt legt, erhält man ein Bild, das fünf Parietalplacenten zeigt, oder eins bei welchen die Placenten durch eine Mittelsäule vereinigt sind — anderer kleiner Differenzen nicht zu gedenken. Auch in sehr vielen anderen Fällen kommt es vor, dass die Placenten im oberen Theil des Fruchtknotens wandständig, im unteren mit der Blüthenachse vereinigt sind (z. B. Solaneen). Oben wo die Placenten frei, nicht mit dem Gewebe der Blüthenachse vereinigt sind, erscheint der Fruchtknoten einfächerig, unten aber in vier Fächer abgetheilt dadurch, dass die Placenten hier im Zusammenhang mit dem Gewebe des Blüthenvegetationspunktes blieben.

Was hier erst im Verlaufe der Entwicklung geschieht, d. h. das Vereintwachsen von Blüthenvegetationspunkt und Placenten, das tritt in andern Blüthen von Anfang auf.

---

[1]) So hat natürlich auch PAYER es gemeint, wenn er bei Beschreibung der Fruchtknotenentwicklung von *Erica* von Aushöhlungen spricht. HUISGEN's Correctur (a. a. O. pag. 20) ist deshalb ebenso überflüssig als unpassend.



(B. 396.) Fig. 75.

Nicotiana latissima. A Querschnitt durch den oberen, B durch den unteren Theil eines Fruchtknotens.

Ein Querschnitt durch den Fruchtknoten einer Solanee, z. B. *Hyoscyamus* oder *Nicotiana* (Fig. 75) zeigt uns einen zweifächerigen Fruchtknoten, die Placenten sind breite Wülste, welche beiderseits an der Scheidewand, welche den Fruchtknoten in zwei Fächer abtheilt, entspringen. Eine derartige Placentation kann zu Stande gekommen sein dadurch, dass zwei wandständige Placentarleisten bis in die Mitte des Fruchtknotens vorgedrungen sind und dort mit einander verwachsen, wie dies in der Fig. 75, A, durch die gestrichelte Contour angedeutet ist. Der Umstand, dass die Placenten in ihrem oberen Theil von *Nicotiana* (dies Verhalten ist auch sonst häufig, es findet sich z. B. auch bei *Papaver)* zweitheilig sind, scheint die erwähnte Deutung zu unterstützen. Verfolgt man aber die Entwicklung so zeigt sich, dass ein anderer Vorgang stattfindet. Die beiden Carpelle entstehen als hufeisenförmige Sprossungen (anderwärts als Ringwall), welche die Achsenspitze umgeben, und welche später durch interkalares Wachsthum ihrer Insertionszone emporgehoben werden. Ein Längsschnitt durch einen jungen Fruchtknoten zeigt, dass der Blüthenvegetationspunkt zwischen den Carpellen flach ist. Dann aber entsteht vor der Mitte eines jeden Carpelles eine grubenförmige Vertiefung, dadurch, dass die Mittelregion des Blüthenvegetationspunktes ein gesteigertes Wachsthum zeigt. Durch zwei Leisten hängt er mit den Carpellen zusammen; je nach der Richtung, in welcher man einen Längsschnitt führt, sieht man die Blüthenachse frei in die Fruchtknotenhöhle vorspringen oder mit dem Carpellgewebe verbunden. Die Placenten entstehen als Anschwellungen der Fruchtknotenscheidewand. Anders ausgedrückt ist der Sachverhalt also der, dass die Stellen der Fruchtknotenanlage, an welchen in den oben beschriebenen Fällen die wandständigen Placentarleisten sich befanden, sich hier nicht von dem Blüthenvegetationspunkt trennen, sondern dass das Gewebe desselben gemeinschaftlich mit jenen, den Verwachsungsstellen der Fruchtblätter entsprechenden Theilen des Fruchtknotenbechers emporwachsen. Der Griffel wird hier wie gewöhnlich von dem oberen Theile des Fruchtknotenbechers allein gebildet. Es ist klar, dass die Blüthenachse an der Placentenbildung direkt Antheil nimmt, und zwar einfach dadurch, dass sie mit dem Fruchtknotenbecher und an zwei Stellen in Verbindung mit demselben emporwächst. Analoge Verhältnisse, den Placenten verwandt, zeigen uns die Boragineen, manche Scrophularieen[1]) u. a.

Bei einer Mehrzahl von Fruchtblättern ist der Vorgang ein ganz ähnlicher, wie der von *Hyoscyamus* und *Nicotiana* geschilderte. Ein Beispiel, welches eine Uebergangsform zu dem Typus liefert, bei welchem die Placenten wandständig an einem Fruchtknotenbecher sind, der durch Emporheben ursprünglich getrennt entstandener Fruchtblattanlagen entstand liefert z. B. *Oxalis.*[2]) Die fünf Fruchtblätter entstehen hier in einem Wirtel, die breite abgeflachte Achsenspitze umgebend. Jedes Fruchtblatt ist von dem anderen ursprünglich durch eine relativ breite Blüthenachsenzone getrennt. Die Fruchtblätter gewinnen zunächst Hufeisenform, statt dass sie aber auf einer becherförmig werdenden Insertionszone emporgehoben werden, ist der Vorgang vielmehr der, dass vor jedem Fruchtblatt in der Blüthenachse eine Aushöhlung entsteht, resp. dass der mittlere Theil des Blüthenvegetationspunktes mit emporwächst. Es entsteht so ein fünffächeriger Fruchtknoten, bei welchem die oberen freien Theile der Fruchtblätter die Griffel bilden. Ein Querschnitt durch den unteren Theil, den eigentlichen Fruchtknoten, zeigt also eine mittlere Partie, an welche die Ränder der Carpelle sich ansetzen, sie bleiben aber mit dieser mittleren Partie vereinigt und an den Stellen der Mittelsäule, wo die Carpellränder sich ansetzen, verlaufen in jedem Fache zwei Längsleisten: die Placenten. Ohne Zweifel entsprechen diese letzteren je einem Randtheile eines Fruchtblattes, das sich nur eben von dem Gewebe des Blüthenvegetationspunkt nicht getrennt hat. Ganz ähnlich ist der Vorgang bei *Impatiens* und in anderen Fällen.

---

[1]) Als günstiges Untersuchungsobjekt seien hier namentlich die *Pedicularis*-Arten genannt.

[2]) Für *Oxalis lasiandra* giebt HOFMEISTER (Flora 1861, pag. 409) eine wesentlich andere Fruchtknotenstruktur an, nämlich Uebereinstimmung mit dem oben erwähnten Fruchtknotenbau von *Geranium*, *Erodium* etc. Bei *Oxalis stricta*, der einzigen mir zu Gebote stehenden Form,

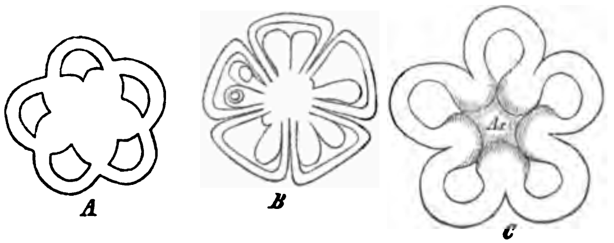


Fig. 76. (B. 397.)

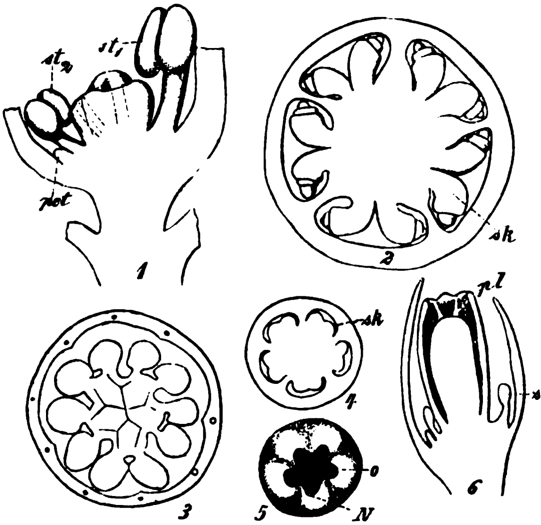
Querschnitte durch den Fruchtknoten von *Oxalis stricta*. A junger Fruchtknoten vor Anlage der Samenknospen. B älterer Fruchtknoten, in dessen Fächern je zwei Reihen Samenknospen sich befinden. C Querschnitt durch den oberen Theil eines Fruchtknotens etwas älter als A, die Ränder der Fruchtblätter setzen sich dem Blüthenvegetationspunkt (Ax) an, mit welchem sie weiter unten ganz vereinigt bleiben.

Eine weitere Vereinfachung ist die, dass die Carpelle nicht mehr als freie Blattanlagen angelegt werden, und die einzelnen Fächer eines mehrfächerigen Fruchtknoten, wie es z. B. der von *Oxalis* ist, nicht mehr durch die beiden, von einander getrennten Seitenwandungen der Carpelle (vergl. Fig. 76, B) getrennt werden, sondern dass diese Scheidewände von Anfang an einfach sind, wie die von *Nicotiana*. Es geschieht dies dadurch, dass vor jedem Carpell eine Grube entsteht — die Anlage eines der späterhin auftretenden Fruchtknotenfächer — Diese Gruben vertiefen sich und sind von einander getrennt durch eine einfache Scheidewand: Gewebe des Blüthenvegetationspunktes, das sich nicht in zwei Carpellwände gesondert hat. Es ist klar, dass auch dieser Fall vom vorigen nicht scharf zu trennen ist, man braucht sich nur zu denken, dass die Aussenwand jedes Fruchtknotenfaches ein sehr gesteigertes Flächenwachsthum erfahre, während das zwischen zwei Fruchtknotenfächern liegende Gewebe des Vegetationspunktes sehr wenig wächst, so erhält man ein mit dem vorher geschilderten analoges Verhalten der Fruchtknotenbildung. Besonders klar wird dies hervortreten, wenn man die Fruchtknotenbildung der Caryophylleen mit der von *Oxalis* vergleicht. Als Beispiel diene *Malachium aquaticum*. (Fig. 77, 1—5.) Die Carpelle werden hier ursprünglich als kleine, unter sich freie Höcker angelegt, die aber später nur durch ein schmales Stück Blüthenachse von einander getrennt sind. Vor jedem Carpell entsteht nun eine Vertiefung in dem Blüthenvegetationspunkt, welche

---

lässt sich die Abwesenheit des von HOFMEISTER angegebenen axilen bis zum Niveau des unteren Endes der Fruchtknotenfächer reichenden Kanales unschwer constatiren.

zum Fruchtknotenfach wird. Das zwischen zwei Fächern liegende, ursprünglich sehr schmale Stück der Blüthenachse wächst auch bei der Vergrösserung des Fruchtknotens mit und bildet so die Scheidewand zwischen je zwei Fächern. Das centrale Stück der Blüthenachse, an welches sich die Scheidewände des Fruchtknotens ansetzen, wächst anfangs stärker, als die Fruchtblätter selbst, und ragt in Folge dessen über dieselben hervor. (Fig. 77, 1.) Erst später überwächst die Fruchtknotenwand die Blüthenachse, zu einem Zeitpunkt, wo die oberen Samenknospen schon angelegt sind (Fig. 77, 4), die Scheidewände setzen sich als Leisten auf die Wand dieses kurzen Fruchtknotenbechers fort, der aber keinen Griffel bildet, sondern seine fünf Vorsprünge (N Fig. 77, 5) sofort zu Narben auswachsen lässt. (Vgl. den Längsschnitt von *Melandryum* Fig. 77, 6.) Die Samenknospen stehen in jedem Fach in zwei Reihen: an den Stellen, wo die Blattränder der Carpelle sich an die Blüthenachse ansetzen würden, wenn freie Carpellränder vorhanden wären. Die Samenknospen stehen hier also an der Blüthenachse selbst, trotzdem werden wir darin keinen irgendwie wesentlichen Unterschied gegenüber anderen Placentations-Arten constatiren. Später schwinden die Scheidewände, die Zellen derselben werden gelockert, beim weiteren Breitenwachsthum auseinandergezogen, der Rest der Trennungswand vertrocknet und man erkennt an der Innenwand des fertigen Fruchtknotens nur noch die Stellen, wo sich die Scheidewände ansetzten¹).



(B. 398.) Fig. 77.

1—5 *Malachium aquaticum.* 1 Blüthenlängsschnitt, st_1 Staubblatt des ersten, st_2 des zweiten Kreises, der Fruchtknoten ist noch überragt von dem Blüthenvegetationspunkt. 2 Querschnitt durch einen Fruchtknoten, derselbe ist fünffächerig, wird aber, wie Fig. 3 (der Querschnitt eines älteren Fruchtknotens) mit scheinbar freier Placentation einfächerig; die Scheidewände sind auseinandergezogen worden, und bis auf kleine Reste verschwunden. Fig. 4 Querschnitt durch einen jungen Fruchtknoten, die Samenknospen werden eben erst angelegt. 5 Oberansicht eines jungen Fruchtknotens, N Stelle eines Fruchtblattes, die sich zur Narbe entwickeln wird. 6 Längsschnitt durch eine weibliche Blüthe von *Melandryum album.* Die Placenten setzen sich im Fruchtknotenbecher noch eine Strecke weit auf die Innenwand hinauf fort. st verkümmerte Staubblätter.

---

[1] Es ist also das Vorkommen einer »freien« Centralplacenta hier wie bei anderen Caryophylleen (*Melandryum album* z. B. verhält sich im Wesentlichen ebenso wie *Malachium*) nur ein sekundäres, durch Schwinden der Scheidewände veranlasstes. Die Angaben Rohrbach's (Morphologie der Gattung *Silene.* Inauguraldissertation, Berlin. 1868) über die Entwicklung des Fruchtknotens von *Silene* (pag. 33. a. a. O.), wonach das Mittelsäulchen von *Silene* durch Verwachsung von 6 Blatträndern entstehen soll, kann ich, wenigstens für *Silene pendula* (und andere Arten werden sich wohl ähnlich verhalten) nicht bestätigen. Die Fruchtblätter entstehen zu dreien dicht unter der Spitze des ziemlich hoch gewölbten Blüthenvegetationspunktes. Vor jedem Fruchtblatte sieht man nun eine Grube auftreten, die Oberfläche des Blüthenvegetationspunktes, also abgetheilt durch drei Leisten: die Anlagen der von Anfang an einfachen (nicht wie Rohrbach angiebt,

War die mit den Carpellen gleichzeitig emporwachsende Blüthenachse in den vorhin beschriebenen Fällen mit den Carpellen im Zusammenhang, so fehlt ein solcher vollständig in anderen Fällen, wo sich vielmehr die Blüthenachse frei im Innern des Fruchtknotenbechers erhebt, wie bei den Primulaceen und Lentibularieen. Die Samenknospen stehen bei diesen auf der Verlängerung der Blüthenachse, welche desshalb als freie Centralplacenta bezeichnet wird. Denken wir uns in dem Fruchtknoten von *Malachium aquaticum* die Scheidewände weg, die in der That ja später auch verschwinden, so erhält man ebenfalls eine freie Centralplacenta. Die der Primulaceen unterscheidet sich aber von der im reifen Fruchtknoten von *Malachium* stehenden, auch abgesehen von den Scheidewänden, dadurch, dass an ihr die Samenknospen in spiraliger Anordnung, nicht wie bei *Malachium* in je zwei Längsreihen, welche den Carpellrändern entsprechen, stehen.

Endlich kennt man eine Anzahl von Fällen, in denen die in den Fruchtknoten hineinragende Achsenspitze statt zu einer freien Centralplacenta, zur Bildung einer terminalen Samenknospe verwendet wird, ähnlich, wie dies auch bei Fruchtknoten, welche aus einem Carpell gebildet werden, geschieht. Solche terminale Samenknospen finden sich z. B. bei den Polygoneen, Amarantaceen Chenopodiaceen. Man hat in diesen Fällen den Vorgang auch so auszudrücken gesucht, die Samenknospe sei eine Neubildung (*»une création nouvelle«* Warming a. a. O. pag. 188) auf der Achsenspitze, denn selbstverständlich muss die Anordnung der Zellen theilweise eine andere werden, wenn aus der Achsenspitze eine Samenknospe wird. Es scheint mir aber von keinem Belang und nur eine Differenz im Ausdruck zu sein, ob man sagt, die Achsenspitze wandle sich in eine Samenknospe um, oder es entstehe auf ihr als terminale Neubildung eine Samenknospe. Denn beides besagt doch nur soviel, dass die Achsenspitze vollständig zur Samenknospenbildung verbraucht wird; dass dabei die charakteristischen Veränderungen vor sich gehen müssen, welche eine Samenknospe von einem vegetativen Organ unterscheiden, ist klar, und ebenso ist zu erwarten, dass diese Veränderungen oft mit charakteristischen Aenderungen in der Zellenanordnung verknüpft sein werden.

Es geht aus dem ganzen Gange der obigen Darstellung hervor, dass sie die Meinung, die Samenknospen seien überall Dependenzen der Fruchtblätter, nicht theilt, wohl aber die nahen Beziehungen der verschiedenen Placentations-Arten anerkennt. Wenn man aber die freie Centralplacenta der Primulaceen, Lentibularieen u. a. als aus dem Blüthenvegetationspunkte und den mit demselben verschmolzenen (oder an denselben »hinauflaufenden«) Ventraltheilen der Carpelle zusammengesetzt betrachtet, so können wir darin zunächst nur eine Abstraktion sehen, nicht aber eine Bezeichnung für den wirklich stattfindenden Vorgang. Als solche würde sie, wie in den oben erwähnten Fällen (*Malva, Coriaria*) nur dann gelten können, wenn der Nachweis geführt würde, dass die »verschmolzenen Ventraltheile der Carpelle« sich von der Substanz des Blüthen-

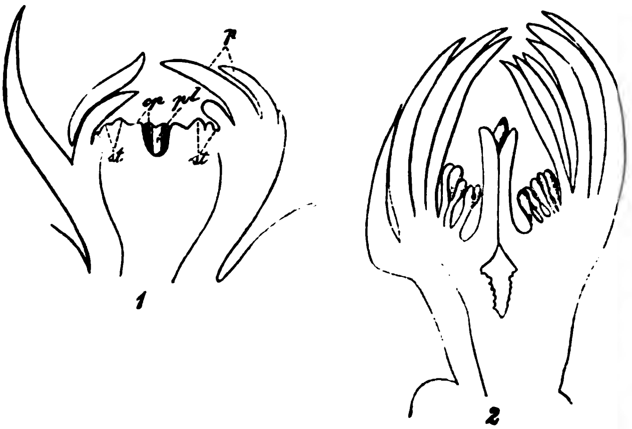
---

durch Verschmelzung der eingebogenen Fruchtblattränder entstandenen) Scheidewände des Fruchtknotens. Auf Querschnitten älterer Blüthen sieht man scheinbar die Verwachsungsstellen der Placenten, wovon aber hier nicht die Rede sein kann, es ist die Zone, in der sich auch die Gefässbündel differenziren. Häufig laufen die Placenten (resp. die einfachen Scheidewände) noch ein Stück weit auf die Innenfläche des freien, oberen, becherförmigen Theiles des Fruchtknotens hinauf, wie bei *Melandryum* (Fig. 76, 6); ein Querschnitt durch diese Partie zeigt dann natürlich freie, nicht verwachsene, samenknospentragende Placenten. Es finden sich demnach, falls das für *Silene pendula* Angegebene auch für andere *Silene*-Arten gelten sollte, keineswegs solche Differenzen in der Fruchtknotenbildung der Caryophylleen, wie man bisher annahm. Die Zerstörung der Fruchtknotenscheidewände ist übrigens sehr verbreitet, nur erfolgt sie gewöhnlich erst in einem späteren Stadium, z. B. bei *Digitalis purpurea*.

vegetationspunktes, wenn auch nicht formal — durch gesonderte Ausbildung — doch materiell, durch die Beschaffenheit dieses Gewebes unterscheiden. Dieselbe Erwägung gilt für den unterständigen Fruchtknoten.

B. Unterständiges Gynaecum.

Im unterständigen Fruchtknoten wiederholen sich, was die Placentation und Fächerung des Fruchtknotens betrifft, die bei dem oberständigen Fruchtknoten geschilderten Verhältnisse. Es ist vor Allem die Entstehung der Fruchtknotenhöhlung, welche hier von Interesse ist. Dieselbe wird durchgehends gebildet durch die Aushöhlung der Blüthenachse selbst, von welcher sich der untere Theil der Fruchtblätter nicht abgliedert. In sehr auffallendem Grade tritt dies hervor bei den Cacteen z. B. *Epiphyllum truncatum.* Die Hüllblätter (Kelch und Blumenkrone) der Blüthe entstehen hier in schraubiger Anordnung an dem Blüthenvegetationspunkt. Noch ehe dieselben alle angelegt sind, bemerkt man auf dem vorher flach gewölbten Blüthenvegetationspunkt eine kraterförmige Vertiefung¹). Dem Rande dieses Kraters entsprossen die Carpelle, welche nachher zu den Griffeln auswachsen, während die Fruchtknotenhöhle dadurch gebildet wird, dass die Vertiefung der Blüthenachse immer mehr fortschreitet. Die Placenten entstehen als Wülste an den Stellen des Fruchtknotenbechers, welcher die Verlängerung der Vereinigungsstellen zweier Carpelle bilden. Im Grunde ist dieser Fall also derselbe wie der, wo diese Carpellanlagen auf einer ringförmigen Zone emporgehoben werden, nur trennt sich hier an dem unterständigen Fruchtknoten die äussere Wand des Fruchtknotenbechers nicht von dem übrigen Achsengewebe²).



(B. 399.) Fig. 78.

Epiphyllum truncatum (hort.) Blüthenlängsschnitte 1 durch eine jüngere, 2 eine ältere Blüthe, bei der sämmtliche Blüthenteile im Wesentlichen angelegt sind. cp Carpelle, pl Placenta, bei 2 stehen Samenknospen (in Form kleiner Höcker) auf den Placenten.

Derselbe Vorgang wiederholt sich nun im Grunde bei allen unterständigen Fruchtknoten. So z. B. bei denen der Umbelliferen. Die Carpelle entstehen hier als zwei halbkreisförmige Anlagen an der Mündung der ausgehöhlten Blüthenachse. Die Samenknospen stehen nahe der Basis des Fruchtknotenbechers, aber deutlich auf der Wand derselben, und zwar so, dass jedes Fruchtblatt zwei trägt. Die beiden Samenknospen entspringen, wie Oberansichten zeigen, den Carpellrändern, die aber von dem Gewebe des Blüthenvegetationspunktes sich nicht trennen.

---

¹) Die Staubblätter entstehen in vielgliedrigen Wirteln in absteigender Reihenfolge.

²) Anders ausgedrückt ist der Vorgang der: bei Bildung der oberständigen, becherförmigen Fruchtknotenanlage erhebt sich nur das Gewebe des Blüthenvegetationspunktes, dem die Carpelanlagen inserirt sind, bei Bildung des unterständigen Fruchtknotens das gesammte peripherische Gewebe des Blüthenvegetationspunktes. Hier wie beim oberständigen Fruchtknoten kommt eine becherförmige Bildung, in welche die Samenknospen eingeschlossen sind, zu Stande. Eine wesentliche Differenz zwischen beiden Vorgängen existirt nicht.

Indem vor jedem Fruchtblatte eine Vertiefung entsteht, werden die beiden Samenknospen jedes Carpells in die Höhe gehoben, es wird so der Fruchtknoten ähnlich wie der der Solaneen etc. durch eine Mittelsäule in zwei Fächer abgetheilt. In jedem Fache verkümmert eine Samenknospe, die nach oben gerichtet ist, während die nach unten gekehrte sich kräftig entwickelt. Fast dasselbe Bild wird man (— von der Verschiedenheit in der Zahl der Samenknospen abgesehen —) erhalten, wenn man sich zwei *Ranunculus*-Pistille mit ihren »Sohlen« dicht verwachsen denkt (nur dass dann die in Fig. 79, 2, mit A bezeichnete Aussenwand des Fruchtknotens von einem Stück der Carpellwandung und nicht von der hohlgewordenen Blüthenachse gebildet wäre). Es ist aber meiner Ansicht nach eine ganz müssige Frage, ob die Scheidewand eine Sprossung der Blüthenachse oder der Carpelle (Sohlen derselben) ist. Denn da die Blüthenachse in dem Fruchtknotenfach überhaupt kein besonderes Carpellblatt bildet, sondern direkt zu der Fruchtknotenhöhle sich gestaltet, so ist klar, dass Sprossungen irgend welcher Art eben auch nur an diesem, nicht in Achse und Blatt differenzirten Gebilde auftreten können. Die freien Theile der Fruchtblätter bilden hier nur die Griffel.

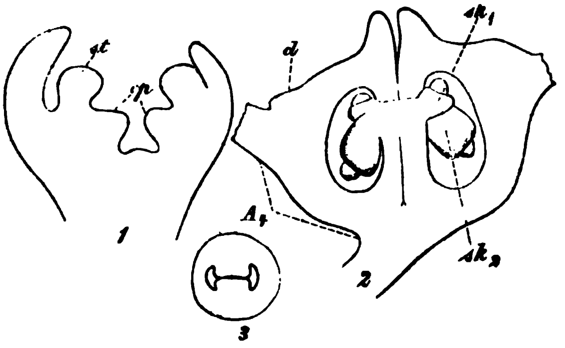


Fig. 79. (B. 400.)

1 Längsschnitt durch eine junge Blüthe von *Eryngium maritimum*, st Staubblätter, cp Carpelle, 2 und 3 *Angelica silvestris*, 2 Längsschnitt, in jedem Fache befinden sich zwei Samenknospen, von welchen die eine, aufwärts gerichtete (sk$_1$ in dem Fache rechts) verkümmert. d Discus, 3 Querschnitt eines jungen Fruchtknoten; die Samenknospen sind wandständig und entspringen an den Stellen, welche den »verwachsenen« Rändern entsprechen würden. Sie werden später emporgehoben.

Einen ganz ähnlichen Fall finden wir bei den Oenothereen. Auch hier entsteht der unterständige Fruchtknoten durch Aushöhlung der Blüthenachse. Wir haben bei *Oenothera* im unterständigen Fruchtknoten denselben Process vor uns, wie bei *Monotropa* im oberständigen. Es treten alternirend mit den Carpellen im Grunde des Fruchtknotenbechers vier Höcker auf, oder mit andern Worten, es bildet sich vor jedem Fruchtblatt eine Aushöhlung. Sowohl der über dem Blüthenvegetationspunkt gelegene Theil des Fruchtknotenbechers als der unterhalb desselben gelegene wachsen nun in die Höhe. Die Folge davon ist, dass im unteren Theil der Fruchtknoten vierfächerig, im oberen einfächerig ist, dass in letzterem die Placenten von den Vereinigungsstellen der Fruchtblätter aus ins Innere hervorragen, in ersterem die Winkel der Scheidewände, welche durch das mit emporgewachsene Gewebe des Vegetationspunktes vereinigt sind, bekleiden.

Instructiv sind die Verhältnisse bei der ebenfalls zu den Oenothereen gehörigen *Trapa natans*. Hier findet sich keine Parietal-Placenta, sondern die Blüthenachse erhebt sich im Grunde des Fruchtknotenbechers zur Centralplacenta, an der zwei, den stärkeren der vier Carpellanlagen (die zwei andern mit diesen gekreuzten verkümmern), gegenüberstehenden Samenknospen entstehen. Später aber entsteht vor jedem dieser zwei Carpelle eine Grube, in welche die Samenknospe hineinwächst und der Fruchtknoten wird so in seinem untern Theile zweifächerig — freilich ist es mir nicht unwahrscheinlich, dass eine Nachuntersuchung ergeben wird, dass diese Trennungswände des unteren Fruchtknotentheils schon von Anfang an vorhanden sind.

Endlich kann sich auch im unterständigen Fruchtknoten die Blüthenachse zu einer freien, nicht durch Gewebelamellen mit dem Fruchtknotenbecher verbundenen Centralplacenta erheben, wie bei der Primulacee *Samolus*. Oder es bildet sich im Fruchtknotenbecher nur eine Samenknospe aus, welche grundständig bleibt und neben dem Blüthenvegetationspunkte entsteht, so die der Compositen, oder welche wie bei den Dipsaceen und Valerianeen wandständig gebildet wird und dann bei weiterem Wachsthum des Fruchtknotenbechers in dessen obere Region zu stehen kommt. Es müssen die hier kurz angeführten Beispiele genügen, da eine ausführliche Erörterung viel zu weit führen würde.

Die Erscheinungen der Placentation sind also im unterständigen Fruchtknoten ganz übereinstimmend mit denen im oberständigen, an Uebergängen zwischen beiden fehlt es ja auch ohnehin nicht. Einen Uebergang von perigynischen zu epigynischen Blüthen bietet z. B. die Gattung *Pirus*.

Fassen wir speciell das über die Placentation Gesagte zusammen, so ist nochmals vor Allem hervorzuheben, dass wir der Streitfrage, ob die Placenten carpell- oder achsenbürtig seien, irgend welche Bedeutung nicht beilegen können, und zwar aus dem Grunde, weil in der Blüthe sehr häufig das Achsengewebe vom Carpellgewebe sich nicht sondert, und es nur ein Wortstreit wäre, ob man eine solche als eine nicht in Carpell (Blatt-) und Achse gesonderte Sprossung, als ein Achsengebilde (was sie für die direkte Beobachtung ohne Zweifel ist), oder als ein Verwachsungsprodukt von Blatt und Achse auffassen will. Was sich nicht von einander gesondert hat als verwachsen zu bezeichnen, das ist eine Begriffsbestimmung, welche in vielen Fällen den Vergleich mit verwandten Formen, bei welchen eine solche Trennung stattfindet, erleichtert, von der man aber nie vergessen sollte, dass sie nur eine Hilfsvorstellung unseres Verstandes ist, die sich mit den realen Vorgängen vielfach durchaus nicht deckt. Ein Blüthenvegetationspunkt ist, wie die Verfolgung der Entwicklungsgeschichte zeigt, ein ausserordentlich plastisches Gebilde. Bei der Fruchtknotenbildung kommt es vor allem darauf an, Höhlungen zu schaffen, in welchen die Samenknospen geborgen sind und die nöthigen Leitungswege für die Pollenschläuche. Dieses Ziel wird selbst bei verwandten Formen auf verschiedene Weise erreicht. Bei den Malvaceen z. B. sind die Placenten deutlich Parietalleisten des Fruchtknotenbechers, bei *Hibiscus*, bei *Malva* entspringen die Samenknospen ebenso deutlich aus dem Blüthenvegetationspunkt; wir haben Zwischenformen, wie *Sphaeralcea*, welche zeigen, dass der letztere Fall als eine Vereinfachung des ersteren betrachtet werden kann, dass die einzige Samenknospe eines Fruchtknotenfaches bei *Malva* aus einer reicher mit Samenknospen ausgestatteten Form, die auf parietalen Placenten eines mit »Sohlenbildung« versehenen Carpelles inserirt waren, dadurch entstanden sein kann, dass nur eine einzige Samenknospe übrig blieb und die Sohle des Carpells von der Achse sich nicht trennte oder mit andern Worten überhaupt nicht ausgebildet wurde. Wir sehen nämlich, dass die bei *Hibiscus* in zwei, den Carpellrändern entsprechende Wülste getrennten Placentarleisten bei *Abelmoschus* an ihrer Basis verbunden sind, so dass sie Hufeisenform haben, dass bei *Sphaeralcea* statt der bei *Abelmoschus* noch zahlreichen Samenknospen nur drei, eine mittlere und zwei seitliche sich entwickeln und zugleich vor jedem Carpell eine kleine Einsenkung auftritt. Bleibt nun nur noch die mittlere dieser Samenknospen übrig, und sondert sich der Placentartheil von der Blüthenachse nicht mehr ab, so erhalten wir eine ganz ähnliche Stellung wie die von *Malva*.[1]) All diese phylogenetischen Erwägungen hindern aber nicht, dass *de facto* heutzutage die Samenknospen von *Malva* aus der Blüthenachse selbst in der Achsel der Carpelle entspringen, da die Entwicklung eine abgekürzte ist. Für die morphologische Natur der Samenknospe ergiebt sich aus alledem, dass ihr Ursprungsort ein irrelevanter ist. Hier mögen noch einige Fälle abgeleiteter Fruchtknotenbildungen erwähnt werden.

Eine nur geringe Abweichung bilden diejenigen Fruchtknoten, welche ganz oder theilweise durch secundäre Wände abgetheilt werden, d. h. solche, welche weder von den Carpellrändern noch von den Placenten oder dem Achsengewebe gebildet werden, sondern secundäre Wucherungen vorstellen, welche den Innenflächen der Carpelle entspringen. Das bekannteste Beispiel dafür bieten die Fruchtknoten der Labiaten und Boragineen,[2]) welche ursprünglich zweifächerig, später durch zwei, den Mittellinien der Carpelle entspringende Wucherungen in vier Abtheilungen (Clausen) getheilt werden, deren jede einen Samen umschliesst. Aehnliche, aber nicht ganz zum Fruchtknotencentrum vordringende Leisten finden sich bei *Linum*, wo durch dieselben also eine nicht ganz vollständige Trennung des Fruchtknotens in 10 Fächer bewerkstelligt wird.

Eine andere Abweichung von der gewöhnlichen Form besteht in Verschiebungen, welche die Placenten nachträglich erleiden, ein Fall, der sich bei einigen *Mesembryanthemum-* und Melastomaceen-Arten und *Punica Granatum* findet und von den ersteren kurz beschrieben sein mag. Die Placenten scheinen hier im fertigen Zustand auf den Wandungen der Fruchtknoten und zwar speciell auf den Mittelnerven der Fruchtblätter zu stehen. Dies ist indess nur eine secundäre Erscheinung: ursprünglich stehen die Placenten den Fruchtblättern gegenüber (sie sind mit der Blüthenachse vereinigt). Dann aber findet gewissermaassen eine Umstülpung derselben statt, sie werden zuerst horizontal gestellt und dann auf die Aussenseite des Fruchtknotens gerückt.

Viel tiefer greifender sind die Abänderungen, welche im Fruchtknoten von Schmarotzerpflanzen aufgetreten sind. Als Beispiel für dieselben mögen hier nur die Loranthaceen genannt sein, deren lange verkannter Fruchtknotenbau durch TREUB's[3]) schöne Untersuchungen neuerdings aufgeklärt worden ist. Bei *Loranthus sphaerocarpus* erhebt sich am Grunde der Fruchtknotenhöhle eine freie Centralplacenta,[4]) die einige sehr rudimentäre, integumentlose Samenknospen hervorbringt und später vollständig mit der Innenfläche des Fruchtknotens verwächst, so dass die Embryosäcke dann scheinbar einem, den Fruchtknoten erfüllenden Gewebe eingebettet sind. Viel weiter geht die Reduction bei *Viscum articulatum* und *Loranthus pentandrus*: es werden hier eine Centralplacenta und — wenn auch noch so rudimentäre — Samenknospen an derselben gar nicht mehr ausgebildet. *Viscum articulatum* besitzt einen Fruchtknoten, gebildet aus zwei Fruchtblättern, welche so enge aneinander schliessen, dass nur eine enge Spalte zwischen ihnen bleibt. Da wo diese Spalte aufhört, also am Grunde des Fruchtknotens, gehen aus einigen plasmareichen Zellen, die nebeneinander liegen, oder durch Parenchymzellen getrennt sind, mehrere Embryosäcke hervor, von denen aber nur einer zur Weiterentwicklung gelangt. Vergleicht man dies (in ähnlicher Weise bei *Loranthus pentandrus* vorkommende) Verhalten mit dem von *Lor. sphaerocarpus*, so werden wir kaum zweifelhaft darüber sein können, dass es durch Reduction aus jenem entstanden ist. Placenta und Samenknospen sind dann aber nicht »congenital« mit dem Fruchtknotengewebe verwachsen, sondern eben überhaupt nicht zur Ausbildung gekommen, wie die Pollenmutterzellen von *Cyclanthera* (vergl. pag. 134) sich nicht in besonders ausgestalteten Pollensäcken, sondern in einer ringförmigen Anschwellung der Blüthenachse differenziren, so auch die Embryosackmutterzellen der genannten Loranthaceen nicht in Samenknospen, sondern im Blüthengewebe unterhalb des Fruchtknotens. (Vergl. den Abschnitt über Parasiten.)

---

[1]) Vergl. die Fig. auf Taf. 6 u. 7 in PAYER's Organogogénie de la fleur.

[2]) Auch der Fruchtknoten von *Datura* ist bekanntlich vier- (zuweilen auch 6)-fächerig, obwohl er nur von zwei Fruchtblättern gebildet wird. Ich kann aber nicht finden, dass von den Carpellmitten aus je eine falsche Scheidewand entspränge, sondern finde, dass die Placenten frühzeitig mit der Carpellwand verwachsen. Die Scheidewand gehört also den Placenten zu.

[3]) TREUB, Observations sur les Loranthacées. Annales du jardin botanique de Buitenzorg. vol. II. pag. 54. vol. III. pag. 1 ff. — Die älteren Angaben HOFMEISTER's (Abh. d. kön. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. VI) werden dadurch ergänzt und berichtigt.

[4]) Das Verhältniss ist also analog dem der Santalaceen, wo an einer Centralplacenta ebenfalls rudimentäre Samenknospen sich finden.

Wie es bei den Staubblättern ein häufiges Vorkommniss ist, dass einzelne derselben verkümmern, und dann in der fertigen Blüthe gar nicht mehr oder als »Staminodien« wahrnehmbar sind, so ist auch das Fehlschlagen von Fruchtblättern eine nicht seltene, in verschiedenen Abstufungen vorkommende Erscheinung. So bei den Caprifoliaceen. Bei *Symphoricarpus racemosa* ist der Fruchtknoten aus vier Fruchtblättern zusammengesetzt; davon verkümmern ganz regelmässig zwei einander gegenüberstehende Fruchtknotenfächer, in denen zahlreiche Samenknospen angelegt werden, während die beiden andern, welche je nur eine Samenknospe enthalten, sich entwickeln. In dem dreifächerig angelegten Fruchtknoten von *Viburnum* verkümmern zwei Fächer so vollständig, dass auch Samenknospen in ihnen nicht angelegt werden, sie erscheinen am fertigen Fruchtknoten nur noch als Striemen auf dessen Aussenseite. — Der Fall von *Rhus* wurde oben schon erwähnt. Von den drei angelegten Fruchtblättern entwickelt sich nur eines vollständig und umschliesst eine Samenknospe, die beiden andern bleiben steril. Analoge Beispiele finden sich auch bei den Valerianeen.

Der unterständige Fruchtknoten wird bei *Valeriana*, *Valerianella* u. a. mit drei Fruchtblättern angelegt, welche bei *Valerianella*[1]) drei Parietalplacenten bilden. Allein nur an zweien derselben werden Samenknospen angelegt und zwar an einer Placenta zwei, an der andern nur eine, so dass also in jedem der drei durch die Placenten gebildeten Fächer eine Samenknospe liegt. Von diesen entwickelt sich nur eine der zu zweien an einer Placenta stehenden, die beiden andern verkümmern. Es werden dann die Fruchtknotenfächer durch das oben mehrfach beschriebene interkalare Wachsthum vertieft und so die fertile Samenknospe, die anfangs auf dem Grunde des Fruchtknotenbechers stand, emporgehoben. Der Fruchtknoten von *Valerianella* zeigt also zwei sterile, sehr verkümmerte Samenknospen einschliessende Fächer und ein fertiles Fach. Der von *Valeriana* ist scheinbar einfächerig. Man könnte zwar an fertigen Blüthen zu der Ansicht gelangen, es seien noch zwei Fruchtknotenfächer vorhanden, die aber bei weitem weniger tief sind als der fertile, allein diese scheinbaren Fächer (für solche wurden sie z. B. von Hofmeister erklärt) entstehen durch Auflösung einer Zellgruppe, sind also ursprünglich gar nicht hohl, sondern stellen lysigene Drüsen dar. Dasselbe Schicksal, welches die Fruchtknotenfächer von *Valerianella* vor der Fertigstellung des Fruchtknotens trifft, haben in manchen andern Fällen vollkommen angelegte, mit, wie es scheint befruchtungsfähigen, Samenknospen ausgestattete Fruchtknotenfächer dadurch, dass nur in einem Fruchtknotenfach sich eine Samenknospe in Folge der Befruchtung entwickelt, während die andern mit sammt den Fächern, in denen sie sitzen, verkümmern. Es genüge das Beispiel der Eiche;[1]) der Fruchtknoten der in seinem obern Theile einfächerig (mit drei Parietal-Placenten), in seinem untern dreifächerig ist, erscheint bei der Reife von dem einen grossen Samen vollständig ausgefüllt, der allein zur Entwicklung gelangt ist.

---

[1]) Untersucht an *V. sphaerocarpa* und *hamata*.

Entwicklung von Griffel und Narbe.

Das Gehäuse, in welches die Samenknospen eingeschlossen sind, dient nicht nur zur Umhüllung und zum Schutze derselben, es bildet auch die Leitungswege für die Pollenschläuche und das Empfängnissorgan für die Pollenkörner. Ersteres ist die Funktion des Griffels, letzteres die der Narbe. Die Entwicklungsgeschichte dieser Gebilde ist im Allgemeinen eine sehr einfache. Der Griffel ist bisweilen kaum angedeutet. Beim monomeren Fruchtknoten bildet der obere, samenlose Theil des Fruchtknotens den Griffel, dessen Ende als Narbe ausgebildet ist. Es ist der erstere eine solide Gewebemasse z. B bei *Ranunculus auricomus*, während man bei *Helleborus* auf dem Querschnitt leicht die beiden zusammengefalteten (aber nicht an ihren Rändern verwachsenen) Hälften des Fruchtblattes erkennt, zwischen denen eine enge, mit Leitgewebe ausgekleidete Falte verläuft. Beim polymeren Fruchtknoten kommt der Griffel durch Verlängerung des oberen, nicht mit Samenknospen versehenen Theiles des Fruchtknotenbechers zu Stande, in welchem also die Placenten noch als Längswülste verlaufen, während die freien Theile der Fruchtblätter häufig, wie z. B. bei *Fritillaria imperialis* und anderen Liliaceen die Narben bilden. Ein Blick auf die Fig. 80, welche successive Querschnitte durch den Fruchtknoten dieser Pflanze darstellt, zeigt das ohne Weiteres. Nur eine kleine Modification dieser Bildung ist es, wenn die Placenten im Griffel der Geraniaceen[2]) so mit einander verwachsen, dass dadurch der Fruchtknoten in 6 Kanäle (einen mittleren und fünf seitliche) abgetheilt wird (Fig. 81). Im Jugendzustand des Fruchtknotens sieht man deutlich, dass die Placenten sich bilden wie gewöhnliche Parietalplacenten. Sie verwachsen mit einander erst später, aber so innig dass Verwachsungsstellen bei *Erodium* z. B. im fertigen Zustand nicht mehr wahrnehmbar sind, während sie im untern Theile des Fruchtknotens frei bleiben (Fig. 81 A u. B). Die Narben werden auch hier

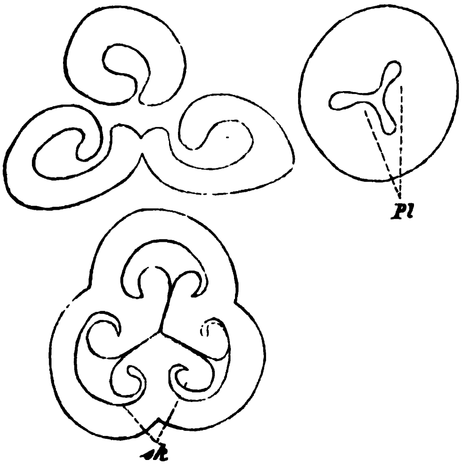


Fig. 80. (B. 401.)

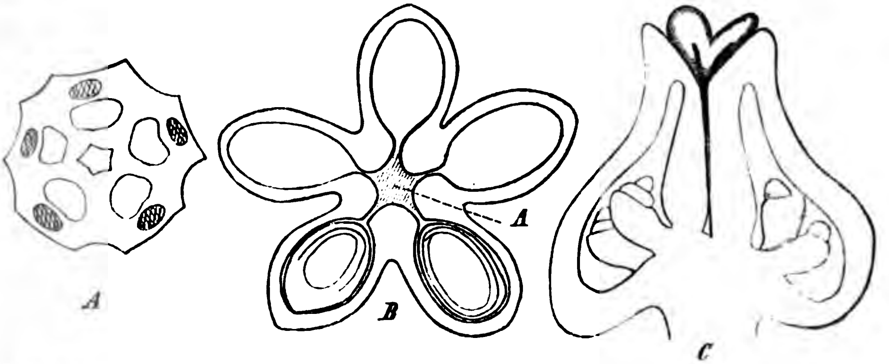
Successive Querschnitte durch den Fruchtknoten von *Fritillaria imperialis*. Links oben Querschnitt durch den obersten Theil der Griffelröhre, resp. durch die Narben, von denen eine ganz frei, die andern hier noch mit ihren Rändern vereinigt sind. Rechts Querschnitt durch die Griffelröhre (Pl sterile Placenten) unten Querschnitt durch den die Samenknospen (sk) tragenden Theil des Fruchtknotens.

---

[1]) Vergl. SCHACHT, Beiträge zur Anat. und Physiol. der Gew., pag. 33 ff.

[2]) Meine Untersuchungen über die Entwicklung des Pistilles von *Erodium cicutarium* stimmen ganz überein mit den Angaben HOFMEISTER's (Ueber den Bau des Pistills der Geraniaceen, Flora 1864, pag. 401 ff.), welcher die Unrichtigkeit der auch von PAYER getheilten Auffassung nachwies, dass fünf geschlossene, der Länge nach verwachsene Griffel vorhanden seien und die Samenknospen aus der Blüthenachse entspringen.

von den freien Spitzen der Fruchtblätter gebildet. Zur Griffel- und Narbenbildung können selbst solche Fruchtblätter beitragen, deren Fruchtknotentheil verkümmert. So ist es z. B. bei *Rhus* (Payer, a. a. O., Taf. 19), wo drei Fruchtblätter angelegt werden, aber nur eines derselben eine Samenknospe umschliesst, die beiden andern bilden aber ihre oberen Theile ebenfalls zu Griffeln und Narben aus, obwohl dieselben häufig kleiner bleiben als die entsprechenden Theile des bevorzugten Fruchtblattes.



(B. 402.) Fig. 81.
Erodium cicutarium. A Querschnitt durch den Griffel, B durch den unteren samenknospentragenden Theil des Fruchtknotens, C Längsschnitt eines jungen Fruchtknotens.

In den genannten und zahlreichen andern Fällen werden die Narben gebildet von den apikalen, freien Theilen der Fruchtblätter. In nicht seltenen Fällen aber findet die Bildung der Narben auch durch Auswachsen der über den Placenten gelegenen Theile der Fruchtknotenanlage statt, es bilden sich »Commissuralnarben«.[1]) So bei den Cruciferen, einigen Papaveraceen u. a. ich kann es aber für keine treffende Bezeichnung halten, wenn Payer die Narben hier als Verlängerung der Placenten bezeichnet.

Bei den Papaveraceen finden sich neben gewöhnlicher Narbenbildung auch Commissuralnarben: *Eschholzia* hat beides vereinigt. Sowohl die Gipfel der Fruchtblätter, als die zwischen ihnen liegenden, den Placenten superponirten Theile des Fruchtknotenbechers wachsen zu Narben aus.

Eigenthümlich ist die Narbenbildung in der Gattung *Papaver* selbst. Es findet sich hier bekanntlich auf dem Fruchtknoten eine vielstrahlige Scheibe, vom Habitus einer stark vergrösserten *Marchantia*-Antheridienscheibe. Jeder Strahl ist einer der messerförmigen Placenten superponirt und zeigt auf seiner Oberfläche eine mit Narbenpapillen ausgekleidete Rinne. Es kommt dies Gebilde zu Stande dadurch, dass jedes der den Fruchtknoten zusammensetzenden Fruchtblätter an seiner Spitze eine dreieckige Narbenwucherung bildet. Die einander zugekehrten Seitentheile zweier benachbarter Fruchtblätter verwachsen mit einander zu einer der Narbenstrahlen, deren Rinne den Rest der Verwachsungsstelle und zugleich den eigentlichen stigmatösen Theil der Narbenscheibe darstellt.

Anhang: Metamorphe Blüthen.

Die Blüthen, welche metamorphe Laubsprosse sind, können ihrerseits wieder Umbildungen erfahren, welche sie ihrem ursprünglichen Zwecke, der Produktion von Sexualorganen, entfremden. Sehen wir dabei ab von den sterilen Randblüthen mancher *Viburnum*-Arten etc., von den bei Kulturpflanzen auftretenden Monstrositäten, so können vielleicht als umgebildete Blüthenanlagen, wenigstens in phylogenetischem Sinne die Zwiebelchen betrachtet werden, welche sich in der Inflorescenz mancher *Allium*-Arten finden.

---

[1]) Derartige Commissuralgebilde finden sich auch sonst, z. B. an dem Kelche einiger *Campanula*-Arten, wie *C. medium*, wo aus den Kelchbuchten Blattzipfel hervorsprossen.

Dagegen sind sicher umgebildete Blüthen vorhanden bei *Trifolium subterraneum*.[1] Der Blüthenstand dieser Pflanze dringt in den Boden ein. Um ihn gegen Losreissen aus diesem zu schützen, bilden die schon während des Blühens der normalen Blüthen vorhandenen oberen Blüthenanlagen sich zu eigenthümlichen hackenförmigen Organen um, die als Widerhacken den Blüthenstand im Boden festhalten. An den untersten dieser metamorphosirten Blüthen existiren noch alle fünf Kelchzipfel, während alle übrigen Blüthentheile verkümmert sind. Je weiter nach oben die Blüthen stehen, desto weniger werden auch die Kelchzipfel ausgebildet und desto kürzer werden sie, die obersten Blüthen stellen nur kurze, dicke, kegelförmige, etwas gekrümmte Körper ohne Spur von Blättern vor. Während die normalen Blüthen fast keine Stielbildung besitzen, ist der Stiel bei den umgebildeten Blüthen 2—4 Millim. lang. Es liegt hier ein ganz ähnlicher Fall vor, wie er oben für die Blattbildung nachgewiesen wurde: Hemmung der Organanlage auf verschiedenem Entwicklungsstadium und dann Umbildung nach einer andern Richtung hin. Es zählt der Fall von *Trifolium subterraneum* gewiss zu den interessantesten Umbildungen, welche wir kennen.

Als metamorphe Blüthen können wir auch die sogenannten »gefüllten«[2] betrachten, die selten bei freiwachsenden, häufig bei Gartenpflanzen auftreten. Dass nicht alle als »gefüllt« von den Gärtnern bezeichnete Blüthen im botanischen Sinne dies sind, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Als »gefüllte« bezeichnen die Gärtner z. B. auch die Inflorescenzen der Compositen (Abtheilung der Corymbiferen), bei welchen sich Röhrenblüthen unter dem Einflusse der Cultur in Strahlen- (Zungen-) blüthen verwandelt haben. Dies ist der Fall z. B. bei *Helianthus annuus*, *Zinnia elegans*, *Bellis perennis*, *Calendula*, *Dahlia* u. a. Es geschieht diese Umwandlung der Blumenkrone auch hier wie bei den normal vorhandenen Strahlblüthen auf Kosten der männlichen Sexualorgane: bei Untersuchung »gefüllter« Inflorescenzen von *Bellis perennis* fand ich nicht einmal mehr Spuren von Staubblättern. Es giebt übrigens auch Compositen, bei denen die Füllung nur auf Vergrösserung der die Röhrenform beibehaltenden Scheibenblüthen beruht; derartige Varietäten werden z. B. von *Bellis perennis* kultivirt. Die Vergrösserung der Corolle erfolgt auch hier auf Kosten der Staubblätter, wie wir ja umgekehrt eine Verminderung der Laubblattsubstanz beim Auftreten von Sporangien (Pollensäcken etc.) eintreten sehen. Es beruht die Füllung der Blüthen auf verschiedenen Vorgängen, von denen einige hier hervorgehoben sein mögen.

1. Umbildung der Kelchblätter zu Kronenblättern findet sich z. B. bei den Gartenbalsaminen, oft mit allen Uebergangsstufen und verbunden mit anderen Füllungserscheinungen.
2. Ein ungemein häufiger Fall ist, dass sich die Staubblätter zu Kronen-

---

[1] WARMING, Botan. Centralblatt. Bd. XIV. pag. 157.

[2] Im Folgenden gebe ich nur einen kurzen Ueberblick über die bisher von mir untersuchten Formen und verweise im Uebrigen auf eine ausführliche mit Abbildungen versehene später erscheinende Abhandlung.

blättern umbilden. Es geschieht dies entweder in der Weise, dass eine Staubblattanlage sich in ein Blumenblatt umwandelt, ganz oder theilweise, oder dass sich die Staubblattanlage spaltet, resp. verzweigt (dedoublirt) in eine Anzahl von Theilstücken, die entweder alle zu Blumenblättern oder theilweise zu Blumenblättern, theilweise zu Staubblättern resp. zu Mittelformen zwischen beiden werden.

a) Der erstere Fall tritt namentlich ein bei Blüthen mit zahlreichen Staubblättern, von denen eine kleinere oder grössere Zahl die genannte Umbildung erfährt. Man findet sehr häufig in Blüthen von *Philadelphus coronarius* ein Staubblatt petaloid ausgebildet, bei anderen fast alle. Ferner zeigt die Entwicklungsgeschichte derjenigen *Aquilegia*- und *Rosa*-Arten, die ich untersucht, dass es sich bei der Füllung um solche einfache Umbildungen handelt. Dasselbe gilt wohl auch für die gefüllten Ranunkeln; ferner für gefüllte *Potentilla fruticosa*, deren Entwicklungsgeschichte ich untersuchte. Bei *Ran. auricomus* beobachtete ich sogar Blüthen, bei welchen auf die Petala zunächst Staubblätter, dann zu Blumenblättern umgebildete Staubblätter folgten.

b) In den genannten Fällen ist eine Vermehrung der Zahl der Blüthenblattgebilde mit der Füllung nicht verbunden. Eine solche Vermehrung tritt aber sehr häufig ein entweder durch Spaltung vorhandener Anlagen oder durch Neubildung von solchen. Der erste Entwicklungsmodus findet sich bei zahlreichen gefüllten Blüthen. Ich constatirte ihn bei *Petunia hybrida* und *Primula sinensis*[1]), ferner bei allen darauf untersuchten Caryophylleen wie *Dianthus Caryophyllus, D. barbatus, D. chinensis, Silene Viscaria, S. nutans.* Es ist bekannt, welch grosse Menge von Blumenblättern bei »gut« gefüllten Gartennelken sich finden (bei einer nicht sehr stark gefüllten Blüthe zählte ich 48), diese alle sind mit Ausnahme der fünf normal vorhandenen Petala aus Spaltung der zehn Staubblattanlagen hervorgegangen.[2]) Diese Spaltung erfolgt nach verschiedenen Richtungen hin und je nach der Stärke der Füllung in stärkerem oder schwächerem Grade. Bei schwach gefüllten Blüthen von *Dianthus barbatus* z. B. findet kein Dédoublement statt: die äusseren Staubblätter wandelten sich in Petala um, die anderen zeigten Mittelstufen zwischen Staub- und Blumenblatt. Bei stärker gefüllten Blüthen dagegen tritt die erwähnte Spaltung ein, die inneren dem Fruchtknoten benachbarten Spaltstücke sind häufig als Staubblätter ausgebildet. Bei *Althaea rosea* spalten sich die zwei Reihen Staubblattanlagen vor jedem Blumenblatt in zahlreiche theils zu Blumenblättern, theils zu Staubblättern werdende Stücke, auch bei *Hibiscus syriacus* ist der Vorgang ein ähnlicher.

---

[1]) Bei diesen Pflanzen hat schon EICHLER die Füllung auf Dédoublement der Staubblattanlagen zurückgeführt.

[2]) Der Fruchtknoten war bei den meisten von mir untersuchten Gartennelken intakt geblieben, bei einigen war auch er in die Missbildung hineingezogen, die Narben petaloid ausgebildet, die Samenknospen theilweise ebenfalls in Blumenblättchen umgewandelt. In anderen Fällen dagegen waren die Samenknospen theilweise verkümmert oder gar nicht vorhanden, und es bildete der Blüthenvegetationspunkt innerhalb des Fruchtknotens neue Blattgebilde: den Ansatz einer Blüthe mit neuem Fruchtknoten. Man wird also je nach der Stärke der Füllung verschiedene Entwicklung bei ein und derselben Pflanze erhalten. Von anderen Caryophylleen erwähne ich hier noch *Melandryum album* und *Lychnis chalcedonica.* Im ersteren Falle bildete sich an der Blüthenachse eine grosse Masse von Blumenblättern aus (ähnlich wie bei *Cheiranthus*), die zum grössten Theil als unabhängige Anlagen am Blüthenvegetationspunkt entstanden (von einem Fruchtknotenrudiment war nichts zu sehen). Es werden übrigens auch bei ungefülltem *M. album* keine Fruchtblattanlagen in den männlichen Blüthen gebildet, man findet über den Staubblättern nur das borstenförmig verlängerte Blüthenachsenende. Ebenso verhält sich bei der Füllung *Lychnis chalcedonica.*

Bei *Petunia hybrida* kommt in den von mir untersuchten Fällen zu der Spaltung (resp. Verzweigung) der fünf Staubblattanlagen noch die Bildung neuer Blattanlagen aus dem Blüthenvegetationspunkt. Statt des Fruchtknotens findet man in den erwähnten Fällen ein Bündel Staubblätter (deren Zahl in der ganzen Blüthe eine vermehrte ist, da sehr häufig einzelne Spaltstücke der normalen Staubblattanlagen zu vollständigen Staubblättern sich ausbilden), von denen einzelne gelegentlich ebenfalls petaloide Umbildung zeigen. Die äusseren dieser Staubblätter, die am Grunde röhrig zusammenzuhalten pflegen, gehen hervor aus Spaltung und Umbildung der beiden Fruchtblattanlagen (betreffs der Zwischenstufen vergl. die ausführl. Abh.), die inneren aber sind Neubildungen am weiter wachsenden Blüthenvegetationspunkt. Zahlreiche, gelegentlich dédoublirende Blattanlagen bilden nach Anlegung der normalen die gefüllten Blüthen von *Cheiranthus*, und auch die Vermehrung der Blattzahl in den Blüthen gefüllter Tulpen dürfen wir wohl auf diesen Vorgang zurückführen. Als Beispiel sei eine Blüthe angeführt, welche 27 vollständig ausgebildete Blumenblätter, 8 Staubblätter, einen aus 4 Fruchtblättern gebildeten Fruchtknoten und 13 Mittelbildungen zwischen Staub- und Blumenblättern besass. Bekannt ist, dass die Umwandlung hier nicht selten auch die Fruchtblätter ergreift: man findet Carpelle, die frei von einander an dem einen Rande petaloid ausgebildet sind, an dem andern Samenknospen (zu weilen auch Pollensäcke) tragen.

In eigenthümlicher Weise treten neue Blattanlagen in den Blüthen einiger gefüllter Oenotheren auf. Untersucht wurden dieselben von *Fuchsia* und *Clarkia puchella*. Nach Anlegung der Petala und Staubblätter sprossen bei der letzteren Pflanze an der Basis der Petala, welche schon die Gestalt von lanzettlichen Platten gewonnen haben, neue Blattanlagen hervor, die sich theils zu Blumenblättern, theils zu Staubblättern, theils zu Mittelformen zwischen beiden gestalten, während die eigentlichen Staubblätter ganz intakt bleiben. An den einzelnen so entstandenen Anlagen kann sich derselbe Prozess wiederholen, sie können sich weiter verzweigen. An stark gefüllten Blüthen treten aber auch wirklich neue, von den normalen unabhängige Blumenblattanlagen auf. Hervorgehoben sei hier nur die auch in einigen anderen Fällen zu beobachtende Thatsache, dass Mittelformen zwischen Blumen- und Staubblättern an Gebilden auftreten, welche in der normalen Blüthe gar nicht vorhanden sind. Es mögen die oben angeführten Beispiele für das Zustandekommen der Füllung genügen. Bekanntlich tritt diese monströse Umbildung namentlich bei Gartenpflanzen, gelegentlich auch bei Freilandpflanzen (*Ran. bulbosus*, *Anemone hepatica* u. a.) auf. Die bedingenden Ursachen kennen wir nicht. Wir wissen nur, dass die Füllung häufig verbunden ist mit einer Schwächung des Sexual-Vermögens, und finden es daher begreiflich, dass namentlich Bastardpflanzen — und das sind ja die meisten unserer Zierpflanzen (die gewöhnlich nur monströse Bildungen sind) — zur Füllung neigen. Andererseits wird in gefüllten Petunien viel mehr Pollen producirt als in ungefüllten, nur keine Samenknospen (in den untersuchten Fällen und bei den erwähnten Tulpen ist die Zahl der Staub- wie der Fruchtblätter vermehrt, und Samen werden hier wie bei den Nelken producirt; die Beschaffenheit derselben im Vergleich zu denen nicht gefüllter Blüthen bedarf aber noch näherer Untersuchung). Als Zusammenfassung der Füllungserscheinung können wir, mit Anwendung eines bildlichen Ausdruckes sagen: die Füllung beruht auf einer »Tendenz« eine grössere Anzahl Blumenblätter hervorzubringen. Dieser wird bald durch ganz oder theilweise erfolgende Umwandlung vorhandener Organanlagen, durch Spaltung derselben oder durch völlige Neubildung genügt.

Es wurde schon in der Einleitung zu der Besprechung der Blüthenentwicklung erwähnt, dass die Umbildung zum Zwecke der geschlechtlichen Fortpflanzung nicht nur Einzelsprosse, sondern auch Sprosssysteme trifft. Es wäre hier an die Entwicklungsgeschichte der Blüthen also die der Blüthenstände oder Inflorescenzen anzuschliessen, die in der That von der vegetativer Sprosse vielfach abweicht. Abgesehen davon, dass mit der Blüthenbildung häufig ein anderer Verzweigungsmodus als in der vegetativen Region eintritt, namentlich dann, wenn die Blüthen Terminalblüthen sind, finden wir häufig auch eine eigenartige äussere Ausbildung der Inflorescenzen. Es genüge hier zu erinnern an die becherförmig ausgehöhlten Blüthenstände der Feigen, an die sonderbaren Blüthenkuchen der *Dorstenia*-Arten u. a. Der Raum erlaubt indess ein näheres Eingehen auf diese Verhältnisse nicht, nur ein Vorkommniss sei hier, weil es auch bei Einzelblüthen sich findet, erwähnt, die sogen. Cupularbildung. In typischer Form treffen wir sie bei den weiblichen Blüthen der Eichen. Die junge Frucht ist anfangs bekanntlich eingeschlossen in ein becherförmiges Gebilde, die Cupula, die mit Schuppen dicht besetzt ist, an der reifen Frucht treffen wir sie nur noch an der Basis. Die Entwicklung der Cupula ist von SCHACHT[1]) und HOFMEISTER[2]) untersucht worden. Man findet am Grunde junger weiblichen Blüthen einen Ringwulst von Zellgewebe, unterhalb desselben stehen noch einige Hochblätter. Der Ringwulst entwickelt sich zu einer schüsselförmigen Krause, die auf ihrer Innenseite in absteigender Reihenfolge eine Anzahl von Schuppen producirt; späterhin aber wird die Cupula gleichsam umgestülpt, die Schuppen kommen auf ihre Aussenseite zu stehen. Aehnlich verhalten sich *Fagus*,[3]) wo die Cupula eine Inflorescenz einschliesst und *Castanea*,[4]) nur entwickeln sich die Anhangsgebilde der Cupula in diesen Fällen von vornherein auf der Aussenseite derselben. Wir können demnach die Ansicht mancher Autoren nicht theilen, dass die Cupula der genannten Pflanzen aus Vorblättern verwachsen sei,[5]) umsoweniger als wir auch an vegetativen Sprossen ganz ähnliche Gebilde antreffen. So sind die Winterknospen der Tanne umgeben von einer becherförmigen Achsenwucherung, auf der die Knospenschuppen stehen,[6]) eine Wucherung, die mit einer Cupula grosse Aehnlichkeit hat. Dass gesonderte Organanlagen mit einander zu einer Cupula vereinigt werden, kommt ebenfalls vor: so ist es bei *Cenchrus*[7]) ein Verzweigungssystem borstenförmiger, blattloser Achsen, dessen Theile mit einander so vereinigt werden, dass sie dann später aus der Aussenfläche einer Cupula (die nach hinten offen ist) ganz ähnlich entspringen wie die Stacheln aus einer *Castanea*-Cupula. Und bei einem andern Grase wird die vierarmige eine Theilinflorescenz umgebende Cupula durch »Verwachsung« der Glumae von vier Aehrchen gebildet *(Antephora elegans)*, bei *Coïx* ist es ein verwachsenes, später zu einer steinharten Bildung werdendes Deckblatt, welches die weiblichen Inflorescenzen umschliesst. Also selbst bei Pflanzen ein und derselben Familie sehen wir, wie schon oben hervorgehoben wurde, diese Umhüllungen der Inflorescenzen auf die verschiedenste Weise gebildet, auf welche, das muss eben die Entwicklungsgeschichte zeigen.

---

[1]) Beitr. zur Anat. u. Physiol. pag. 35.

[2]) Allgemeine Morphologie. pag. 465. HOFMEISTER nimmt auf pag. 466 die Priorität SCHACHT gegenüber in Anspruch.

[3]) SCHACHT, a. a. O. pag. 89.

[4]) BAILLON, nach dem Referat im bot. Jahresb. 1879. pag. 78.

[5]) Ob die Schuppen der Eichen-Cupula als Blättchen oder »Emergenzen« zu betrachten sind, bleibe hier dahingestellt, wahrscheinlich das letztere.

[6]) Abbildungen bei SCHACHT, a. a. O. pag. 185. SACHS, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. pag. 53, vergl. auch unsere Fig. 56.

[7]) Vergl. Beitr. zur Entwicklungsgesch. einiger Inflorescenzen. PRINGSH. Jahrb. XIV. Bd. pag. 21 ff.

Drittes Kapitel.

Entwicklung der Anhangsgebilde.[1]

Die Entwicklungsgeschichte der Anhangsgebilde (der Haare, Stacheln etc.) mag hier im Anschluss an die des Sprosses kurz besprochen werden, obwohl dieselben keineswegs auf den Spross beschränkt sind. Wir finden sie vielmehr auch auf der Wurzel, allein doch nicht in so mannigfacher Form und Ausbildung wie auf dem Sprosse.

Uebrigens ist die Einleitung betreffs der Abgrenzung des Begriffs der hier behandelten Gebilde zu vergleichen und hier nur noch zu betonen, dass von der Besprechung selbstverständlich diejenigen Dornen, Stacheln etc. ausgeschlossen sind, welche umgebildete Sprosse, Blätter, Nebenblätter oder Blattzähne sind. Dass hier wie überall Fälle sich finden, welche zweifelhafter Natur sind, ist nicht zu verwundern. Dahin gehören z. B. die Stacheln, welche auf der Aussenseite der Receptacula der *Agrimonia*-Arten stehen. Die ersten fünf Stacheln alterniren mit den Kelchblättern, nehmen also die Stellung ein, welche bei verwandten Formen der »stipulare Aussenkelch« hat, d. h. die fünf mit den Kelchblättern alternirenden Blättchen, welche die vergleichende Morphologie als aus je zwei Nebenblättern verwachsen betrachtet.[2] Würde bei *Agrimonia* nur ein einziger, fünfzähliger Borstenkreis vorhanden sein, so würde derselbe sicherlich dieselbe Deutung erfahren, wie der Calyculus der Potentilleen. Da aber ausser jenen ersten fünf Borsten noch eine ganze Anzahl ihnen vollständig gleicher gegen den Grund des Receptaculums hin entstehen, so begnügt man sich, auch die ersten einfach als »Emergenzen« zu bezeichnen, welche aber trotzdem phylogenetisch einen andern Ursprung haben können (d. h. aus einem Calyculus hervorgegangen sind), als die unteren, die vielleicht erst später sich entwickelten, und jedenfalls für die Aussäung der Früchte von Nutzen sind.

Die Anhangsgebilde sind nach ihrer Entwicklungsgeschichte in zwei Kategorien abgetheilt worden: in Trichome, d. h. solche, die aus der Epidermis hervorgehen, und in Emergenzen, d. h. solche, an deren Bildung sich auch Schichten des Periblems betheiligen. Dieser Entstehung gemäss treten in die Emergenzen dann auch nicht selten Gefässbündeläste ein, wie dies z. B. bei den Borsten auf den Blättern von *Drosera*, den Stacheln auf den Früchten von *Datura Stramonium*, *Aesculus Hippocastanum* u. a. der Fall ist. Dass auch die Trennung von Trichomen und Emergenzen nur eine künstliche, einen Faktor in der Organisation derselben, nämlich die Entstehung, berücksichtigende ist, braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden. Wissen wir doch, dass z. B. die Stacheln der untersuchten *Rubus*-Arten (*R. caesius, idaeus, Hofmeisteri*) aus Epidermiszellen hervorgehen (also »Trichome«) sind, während bei der Bildung der ganz ähnlichen Stacheln der Rosen das hypodermale Gewebe sich betheiligt, diese Stacheln also unter die Emergenzen einzureihen sind. Um einen analogen Fall zu nennen, so entsteht bei manchen Samenknospen das eine Integument aus der Epidermis, das andere unter Betheiligung des darunterliegenden Gewebes.

---

[1] Literatur: Die ältere Literatur ist in ausgedehnter Weise zusammengestellt in der Abhandlung von Weiss, Die Pflanzenhaare in Karsten, botan. Untersuchungen, Berlin 1867, ebenso bei Delbrouck, Die Pflanzenstacheln (Hanstein, botan. Abhandl. II. Bd. 4. Heft). Vergl. ausserdem Rauter, Zur Entwicklungsgeschichte einiger Trichomgebilde. Wien 1870. Warming, Sur la différence entre les trichomes et les épiblastemes d'un ordre plus élevé (»Videnskabelige Meddelelser« No. 10—12) 1872; Uhllworm, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Trichome. 1873; Suckow, Ueber Pflanzenstacheln. 1873; de Bary, vergl. Anatomie. 1877, pag. 58 ff.

[2] Correcter wäre der Ausdruck, dass die zwei Nebenblätter durch ein, von Anfang einfaches Organ ersetzt sind, wie bei *Galium palustre* s. o.

Besonders aber ist hier wieder darauf hinzuweisen,[1] dass es keinen Gewinn bringt, wenn man definirt, »was aus der Epidermis hervorgeht, ist ein Trichom«, denn in diesem Falle müsste man mit diesem Namen auch die Sporangien der Farnkräuter (die, welche ich die leptosporangiaten genannt habe) bezeichnen,[2] was, wenn die morphologischen Eintheilungen überhaupt noch einen greifbaren Sinn haben sollen, unthunlich ist, denn es leuchtet ein, dass ein Haar und ein Farnsporangium mit einander kein einziges Moment gemeinsam haben, als eben die Art und Weise ihrer Entstehung. Ist aber diese maassgebend, dann sind alle Blätter z. B. als Emergenzen zu bezeichnen, da zwischen Entstehungs-Ort und -Art eines Blattes und einer Emergenz irgend welcher Unterschied nicht besteht. Vielmehr kann die obige Eintheilung nur in dem Sinne gefasst werden, dass von den gewöhnlich als Schuppen,[3] Stacheln, Warzen etc. bezeichneten Anhangsgebilden die einen ihrer Entstehung nach als Trichome, die andern als Emergenzen bezeichnet werden, womit aber, da irgend ein Unterschied in Wesen und Function bei ihnen nicht besteht, nichts gewonnen ist, als ein kurzer, die Entstehung bezeichnender Ausdruck.

Den Entstehungs- resp. Anlegungs-Modus theilen die Emergenzen mit andern Organen z. B. vielen Blättern, die sich ja auch häufig in Stacheln (oder wenn man will, Dornen) umbilden. Während man nun nur solche Stacheln als Emergenzen bezeichnet, die nicht aus der Umbildung eines Blattes, eines Theilblättchens oder Nebenblattes etc. hervorgegangen sind, ist man bei anderen Organen geneigt, sie allgemein aus der Umbildung anderer Organe entstanden zu denken. So bei den Ranken, die ja vielfach auch nichts anderes darstellen, als umgebildete Blätter (resp. Blatttheile) oder Sprosse. Es ist aber nicht einzusehen, warum eine

---

[1] Vergl. den allgem. Theil. pag. 129.

[2] Das ist auch vielfach geschehen. So spricht z. B. Rauter (a. a. O. pag. 1) von der Entwicklungsgeschichte »der bei vielen Kryptogamen in Fortpflanzungsorgane metamorphosirten Haargebilde«. Es ist klar, dass dies phylogenetisch gar keinen Sinn hat, und ebensowenig streng genommen ontogenetisch. Denn eine »Metamorphose« findet keineswegs statt, sondern Antheridien, Sporangien etc. der Farne entwickeln sich wie die (von ihnen *toto coelo* verschiedenen Haare) aus Oberflächenzellen. Indess keineswegs immer. An einschichtigen Prothallien haben die flächenständigen Antheridien übrigens gar keine andere Wahl.

[3] Genauer als Haut- oder Oberflächenschuppen zu bezeichnen, welche mit den Schuppen der Knospen etc. natürlich nicht verwechselt werden dürfen.

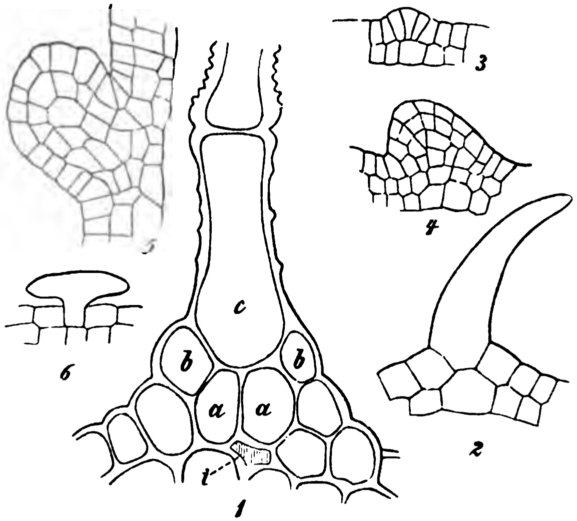
Ranke nicht eben so gut automorph (d. h. nicht als Umbildung eines anderen Organes) sollte auftreten können, wie ein Stachel, und eine derartige Annahme ist für die Ranken von *Smilax* z. B. vorerst noch die wahrscheinlichste. Es sind diese Ranken bei den ersten Blättern eines austreibenden Sprosses und der Keimpflanze von *Smilax aspera* noch nicht vorhanden, sie entwickeln sich erst bei den folgenden Blättern. In die Kategorie der »Emergenzen«, die aber nach dem Obigen eigentlich eine negative ist, d. h. verschiedenartige Organe umfasst, die nicht metamorphe Sprosse, Blätter und Wurzeln sind und nicht aus dem Dermatogen entspringen, gehören wahrscheinlich auch die interessanten Haftorgane der Podostemeen, deren Entwicklung von Warming[1]) untersucht worden ist. Es sind diese Haftorgane (von Warming Hapteren genannt) je nach der Entfernung vom Substrat lang und (vor der Anheftung) kegelförmig oder (wenn sie dem Substrate sehr genähert entstehen) kurz, breit und scheibenförmig. Sie besitzen einen apikalen Vegetationspunkt, entstehen exogen und sind nur aus Parenchym gebildet. Wenn sie mit ihrer Spitze das Substrat berühren, so flachen sie sich ab, schmiegen sich demselben dicht an, und bilden an der Anhaftungsstelle Wurzelhaare. Warming war früher geneigt, diese »Hapteren« als stark umgebildete Wurzeln zu betrachten, ähnlich denen, mittelst deren *Cuscuta* sich an seiner Nährpflanze befestigt, hat aber in dem letztcitirten Aufsatze diese Ansicht zurückgezogen. Wie oben gezeigt wurde (pag. 133 Fig. 14) können ja sogar die Spitzen von Sprossen sich in Haftorgane umbilden, wir wissen ferner, dass dieselben sich an einzelligen, gewöhnlich frei schwimmenden Algen unter bestimmten Umständen bilden können (an Spirogyrazellen, die auf feuchter Erde, Torf etc. kultivirt werden), und es ist desshalb durchaus zulässig, auch die Haftorgane der Podostemeen als automorphe Gebilde zu betrachten.

Am häufigsten und in den mannigfaltigsten Formen treten die Trichome auf, welche durch Ausstülpung einer einzigen Oberhautzelle angelegt werden. Theilt sich diese Zelle schon früh durch eine oder mehrere Längswände (vergl. Fig. 82, 3) so kann man bei diesem Stadium zweifelhaft sein, ob ein oder mehrere Zellen an der Trichombildung sich betheiligen, indess ist für den letzteren Fall ein sicheres Beispiel nicht bekannt[2]). Bleibt die Trichomanlage auf dieser ersten Stufe einer Epidermiszellenausstülpung stehen, so resultirt eine kleine Papille, wie sie z. B. an vielen Blumenblättern auftritt, deren sammtartiger Glanz auf dem Vorhandensein einer Vielzahl solcher Papillen beruht. In zahlreichen anderen Fällen aber zeigt die Haarpapille noch ein intensives Wachsthum, sie wird zum einzelligen Borstenhaar (mit verdickter, oft mit Kieselsäure imprägnirter Wand, vergl. Fig. 82, 2) oder einem »Wollhaar« (mit dünner Wand und statt des geschwundenen Zellinhalts mit Luft erfüllt) oder sie erweitert sich am Ende zu einem Köpfchen, wie viele Narbenpapillen, oder endlich das Wachsthum findet nicht rechtwinklig auf die Epidermis, sondern quer zu derselben statt, woraus Formen, wie Fig. 82, 6 resultiren. — In anderen Fällen ist das Wachsthum der Haaranlage von Zelltheilungen begleitet und bei vielen bleibt das Haar nicht einfach, sondern verzweigt sich. Es würde zu weit führen, derartige Formen hier genauer zu beschreiben, ihre Entwicklung ist in den oben genannten Arbeiten dargestellt. — Die Insertionsstelle des Haares zeigt häufig einen besonderen Wachsthumsmodus, es bildet sich der Theil des Haares, mit welchem es in der Epidermis befestigt ist, zum Fuss oder Fussgestell aus. Und zwar geschieht dies entweder durch die Differenzirung des basalen Theiles des Haares selbst, oder unter Mitwirkung der dem Haare benachbarten Zellen der Epidermis, oder des unter der Haarinsertion gelegenen Gewebes. In beiden Fällen ist der Effekt offenbar derselbe, nämlich die Verstärkung des Basaltheiles des Haares, und es erscheint von keiner grossen Bedeutung, wie dieselbe zu Stande kommt. In Fig. 82, 1 ist z. B. ein Haar abgebildet, das auf einer kleinen, durch die Zellen aa gebildeten Erhebung steht. Es ist in diesem Zustand kaum möglich zu entscheiden, ob die Zellen bb Epidermiszellen, die Zellen aa hervorgewölbte Periblemzellen sind, oder ob diese ganze Zellgruppe durch Theilung der Basalzelle des Haares zu Stande kam. Das letztere ist hier der Fall, in anderen Beispielen erhält man aber fast identische Bilder, wo das »Fussgestell« des Haares in der That durch eine Anschwellung des unter der Haarinsertion liegenden Gewebes gebildet wird. Dieses Fussgestell erreicht oft eine beträchtliche Entwicklung, es kann sich zu einem Stachel ausbilden.

---

[1]) Warming, Familien *Podostemeae* 1. und 2. Abh. (Vidensk. Selsk. Skr. 6. Raecke 1881 u. 1882) ferner: Botanische Notizen, bot. Zeit. 1883 Nr. 12.

[2]) Hofmeister (allg. Morpholog. pag. 514) führt als Beispiel für die Bildung eines Haares aus zwei Oberhautzellen die Staubfadenhaare der Centaureen an. Wie Rauter (a. a. O. Taf. IV. Fig. 26—27) zeigt, liegt aber nur eine frühzeitig eintretende Längstheilung der Haarmutterzelle vor. Uebrigens halte ich den ein- oder mehrzelligen Ursprung der Haare für gänzlich irrelevant, zumal die Epidermiszellen zur Zeit der Haarbildungen selbst noch in Theilungen begriffen zu sein pflegen. Auch können Gewebe-Elemente, z. B. die aus dem Cambium von *Dracaena* entstehenden Gefässbündel bald aus einer, bald aus mehreren Zellen hervorgehen.



(B. 408.) Fig. 82.

1 Unterer Theil eines Knotenhaars von *Lamium album* auf dem Querschnitt des Stengels (nach RAUTER) 2 Junger Stachel von *Galium Aparine*, 3 und 4 Stachelentwicklung von *Rubus fruticosus*, 6 Junger Stachel von *Cornus mas* (2—6 nach DELBROUCK). — Die Zellen aa und bb in 1 sind aus Theilung der Basalzelle des Haares entstanden.

So z. B. bei *Solanum robustum* (DELBROUCK, a. a. O. Taf. 2., pag. 69). Hier bildet sich zuerst ein durch Querwände gegliedertes Haar und unterhalb desselben dann ein schlanker (aus dem Periblem hervorgegangener) Stachel. Das Haar wird abgeworfen noch ehe der Stachel seine definitive Grösse erreicht hat. In minder auffallendem Grade kehrt derselbe Vorgang wieder in einer Vielzahl von Fällen z. B. den (einzelligen) Stachelborsten von *Symphytum officinale*. (DELBROUCK, Fig. 66), *Urtica urens* und *dioica*, *Cajophora lateritia* (DE BARY, a. a. O. Fig. 21 B. u. A.). Es finden sich alle Uebergänge von einer leichten, unterhalb des Haares auftretenden Protuberanz bis zur Bildung einer scharf abgegliederten Emergenz wie in dem für *Solanum robustum* angeführten Falle. — Wie die Zellen unter der Haarinsertion, so betheiligen sich auch die Zellen neben derselben, also die benachbarten Epidermiszellen nicht selten an dem Aufbau des Haares, indem sie die Basis derselben umwachsen, so dass dieselbe im fertigen Zustande dann in einer Scheide steckt, wie dies z. B. bei den bekannten Brennhaaren von *Urtica* und *Cajophora* der Fall ist. Was die Form des Haares selbst, seine Gliederung in Zellen, seine Verzweigung und physiologische Leistung betrifft, so ist bezüglich derselben auf die angeführten Abhandlungen zu verweisen, besonders auf DE BARY's eingehende Darstellung. Erwähnt mag werden, dass nach RAUTER das Wachsthum des Haares in akropetaler oder basipetaler Richtung oder interkalar erfolgt. Diejenigen Haare, die sich zu kleinen Zellflächen entwickeln, haben häufig besondere Namen erhalten. So z. B. abgesehen von den verschiedenen Schuppen wie sie auf Blättern vorkommen, den Spreuschuppen der Farne, besonders die Ligulae der Selaginellen und Isoëten. Beide entstehen aus einer Oberhautzelle und wachsen dann zu Zellflächen heran. Die »Ligula« der Gräser, jener häutige Saum, der die Grenze zwischen Scheide und Spreite bezeichnet, dagegen entsteht natürlich aus einer Zellreihe[1]), und zwar, wie es mir nach einer gelegentlichen Beobachtung an *Glyceria spectabilis* scheint, wenigstens in einigen Fällen, aus dem Dermatogen. Derartige Ligularbildungen finden sich z. B. auch an Blüthentheilen wie z. B. die »Nebenkrone« der Narcissen und Silenen zeigt, ferner entspringen sie auch aus der Sprossachse selbst, wie bei den oben citirten Wasserpflanzen.

Anhangsgebilde der besprochenen Art können auf Wurzeln, Stengeln und Blättern auftreten, die wichtigsten derselben sind ohne Zweifel die Wurzelhaare. Emergenzen scheinen auf der Wurzel höchst selten vorzukommen; es liegt für das Auftreten dieser Gebilde, die in oberirdischen Theilen meist als Schutzorgane (Stacheln etc.) entwickelt sind, auf der Wurzel kein Grund vor. Die Wurzelhaare treten ohne Zweifel im Allgemeinen in akropetaler Reihenfolge auf, obgleich Interkalirungen gewiss auch hier vorkommen. Bei anderen Haargebilden resp. Emergenzen wird eine bestimmte Reihenfolge des Auftretens gewöhnlich nicht eingehalten, ihre Entstehungsfolge richtet sich eben nach dem Zustande des Pflanzentheils, aus dem sie entspringen. So entstehen z. B. die Borstenhaare an den Spelzen von *Lappago racemosa* in basipetaler Reihenfolge, der Ausbildung des Blattes entsprechend. Es hängt diese Regellosigkeit in der Entwicklungsfolge damit zusammen, dass Trichome und Emergenzen wie erwähnt nur selten direkt aus dem Vegetationspunkt ihren Ursprung nehmen, sondern an älteren, nicht mehr aus embryonalem Gewebe bestehenden Theilen, seien es Blätter oder die Stengeloberfläche, entstehen. HOEMEISTER hatte diese Thatsache mit zur Charakteristik der Haargebilde benützt (a. a. O. pag. 411) »die zeitigst auftretenden Haargebilde sprossen aus der Achse erst nach dem Hervorwachsen und unterhalb der Einfügungsstelle des jüngsten Blattes hervor.« Dieser Satz ist aber schon bei *Utricularia,* wo die jüngsten Haare sogar ziemlich weit oberhalb der jüngsten Blattanlagen stehen, unrichtig. Die Existenz der Haargebilde ist häufig eine viel kürzere als die der Organe, denen sie entspringen. Manche Blätter sind in der Knospe von einem dichten, schützenden Haarfilz überzogen, den sie nach der Entfaltung, nachdem ihre Epidermis erstarkt ist, verlieren. So z. B. die von *Aesculus Hippocastanum.* Wie hier, so pflegen auch sonst die Haare im Knospenstadium der betreffenden Organe vollständig ausgebildet zu sein. Indes kommen auch während oder nach der Entfaltung auf den Blättern verschiedener Holzpflanzen Haare zur Anlegung[2]) (auf der Blattunterseite, an den Seiten oder in den Winkeln der Nerven), bei einigen Pflanzen bilden die

---

[1]) Ebenso nach HOFMEISTER die Ligula der Selaginellen.

[2]) HÖHNEL, Ueber die nachträgliche Entstehung von Trichomen an Laubblättern. Bot. Zeit. 1882. pag. 145 ff.

Blätter in der Knospe sogar keine Haare *(Prunus serotina, Pr. Padus, Rhamnus infectoria):* Diese treten bei *Pr. serotina* z. B. erst auf, wenn das Blatt eine Länge von 5—6 Centim. erreicht hat.

II. Abteilung.

Entwicklungsgeschichte der Wurzel.

Wie oben, pag. 132, ausgeführt wurde, dehnen wir den Begriff »Wurzel« weiter aus, als dies gewöhnlich geschieht, indem wir mit Sachs darunter auch die »wurzelähnlichen« Organe der Thallophyten, die »Rhizoïden, Rhizinen« derselben und der Moose verstehen, da hiermit eine wesentliche Vereinfachung der Terminologie erzielt wird. Es beruht diese Bezeichnung wesentlich auf der gleichen physiologischen Funktion der betreffenden Gebilde, die Thatsache, dass wir bei Thallophyten und Moosen keine Organe antreffen, welche den Wurzeln der Gefässpflanzen (Gefässkryptogamen und Samenpflanzen) morphologisch entsprechen, wird dadurch nicht tangirt. Den »Wurzeln« der Thallophyten morphologisch entsprechende Organe treffen wir, wenn wir von den Wurzelhaaren, welche einen integrirenden Bestandtheil der Wurzeln der meisten Landpflanzen bilden, absehen, allerdings gelegentlich auch bei »höheren« Pflanzen. Der Embryo der Orchideen (vergl. pag. 173 und 174) ist wurzellos. Er befestigt sich bei der Keimung, indem sein unterer Theil knollig anschwillt, und eine Anzahl von »Wurzelhaaren« producirt, die den Keimling im Boden fixiren.[1] Diese »Wurzelhaare« entsprechen offenbar bezüglich ihrer Entstehung und Funktion den Wurzelschläuchen, welche auf der Bauchseite eines Lebermoosthallus hervortreten, und in analoger Weise sehen wir manche Stecklinge, ehe sie Wurzeln bilden, durch solche Wurzelhaare befestigt. In den beiden erwähnten Fällen[2] bilden sich aber echte Wurzeln im ferneren Verlaufe der Entwicklung, es giebt indess unter den Gefässpflanzen auch solche, die wurzellos sind. Speciell gilt dies für schwimmende Wasserpflanzen, bei welchen die Nothwendigkeit eines Organs, das sie im Boden befestigt, und aus demselben ihnen Wasser und darin gelöste Salze zuführt, fortfällt. Und zwar tritt diese Reduction des Wurzelsystems in verschiedenem Maassstabe auf, sie geht in extremen Fällen so weit, dass zu keiner Zeit, nicht einmal am Embryo die Anlegung einer Wurzel stattfindet. So ist es z. B. bei *Salvinia, Wolfia arrhiza, Utricularia,* Pflanzen also aus sehr verschiedenen Verwandtschaftskreisen, dem der Gefässkryptogamen, Monokotylen und Dikotylen. Andere Wasserpflanzen trifft man zwar gewöhnlich wurzellos an, sie sind aber unter bestimmten Umständen festgewurzelt. So *Ceratophyllum,* von dem man häufig angegeben findet, es sei wurzellos. Indess giebt Schenk an:[3]

---

[1] Ganz ähnlich verhält sich die merkwürdige Podostemacee *Castelnavia princeps,* deren Kenntniss wir Warming's Untersuchungen verdanken. Wurzeln fand Warming an dem Vegetationskörper dieser dikotylen Wasserpflanze keine, und auch bei der Keimung tritt keine auf, sondern das hypokotyle Glied bedeckt sich mit Wurzelhaaren, welche den Keimling am Substrat befestigen.

[2] Bei den Orchideen unterbleibt, wie es scheint, bei einigen Formen die Wurzelbildung ganz: so bei *Epipogon* und *Corallorhiza.* Das mit Schuppen besetzte Rhizom der letzteren trägt Büschel von Wurzelhaaren.

[3] Schenk, Flora der Umgebung von Würzburg. Regensburg, 1848, pag. 62. In Uebereinstimmung damit giebt Duval Jouve (nach dem Referat im bot. Jahresber. 1878, pag. 447) an, dass sich die Winterknospen von *Ceratophyllum* »bisweilen« durch einige Wurzeln im Schlamm befestigen. *Myriophyllum,* das zuweilen auch als wurzellos bezeichnet wird, ist dies in normalem

»die Pflanze *(Ceratophyllum demersum)* wurzelt wie *Myriophyllum* durch Nebenwurzeln auf dem Boden der Gewässer und ist keineswegs wurzellos.« Die wurzellosen, freischwimmenden Exemplare sind also eigentlich als losgerissene zu betrachten, sie gedeihen aber trotzdem ganz gut und wachsen weiter. Wie sich die Wurzeln der Parasiten verhalten, das wird bei der Gesammtbesprechung derselben zu erwähnen sein.

§ 1. Charakteristik der Wurzeln, Wachsthum derselben. Fassen wir ausschliesslich die Wurzeln der Gefässpflanzen ins Auge, so sind es abgesehen von anatomischen Verhältnissen namentlich zwei Charaktere, die sie von den Sprossen unterscheiden: der Besitz einer Wurzelhaube und der Mangel der Blattbildung. Beide Charaktere sind, wie oben (pag. 134) schon hervorgehoben wurde, allerdings keine scharfen, allgemein gültigen Trennungsmerkmale: wir kennen Sprossanlagen (wie die Embryonen von *Cephalotaxus Fortunei* und *Araucaria imbricata)*, deren Vegetationspunkt, ehe er Blätter producirt von einer Kappe von Dauergewebe bedeckt ist, und andererseits Wurzeln, die ihre Wurzelhaube abstreifen. So die älteren Wurzeln des schwimmenden heterosporen Wasserfarn's *Azolla caroliniana.*[1]) Aehnlich verhalten sich auch einige phanerogame Wasserpflanzen. Z. B. *Hydrocharis.*[2]) Die am Stämmchen gebildeten Adventivwurzeln besitzen anfangs eine Wurzelhaube, die aber verloren geht, wenn die Wurzel etwa 10 Centim. Länge erreicht hat. Damit ist auch das Spitzenwachsthum der Wurzel beendigt, und die Epidermis der Wurzelspitze producirt nun ebenfalls Wurzelhaare, wie bei *Azolla.* Das gleiche gilt auch für *Pistia Stratiotes*,[3]) und namentlich für die unten anzuführenden metamorphen Wurzeln, die sich wie die von *Ficaria* zu Knollen, oder wie die einiger Palmen u. a. zu Dornen umbilden, oder wie die mancher Parasiten zu Saugorganen werden, auch bei den Podostemoneen finden sich analoge Fälle.

Sogar solche Wurzeln sind bekannt, die von Anfang an keine Wurzelhaube besitzen. So die kleinen Würzelchen, welche an den grösseren Wurzeln von *Aesculus Hippocastanum* sich finden.[4]) Sie entstehen endogen, wie gewöhnliche Seitenwurzeln und stimmen mit solchen auch in ihrem inneren Bau überein, haben aber keine Wurzelhaube. Sie sterben entweder bald ab, oder wachsen nach Klein weiter und bilden dann eine Haube. — Die ebenfalls nur kurze Zeit

---

Zustand nicht, sondern wird gewöhnlich festgewurzelt getroffen und abgerissene Sprosse bewurzeln sich leicht wieder. Analoge Fälle finden wir übrigens auch bei den Moosen: die *Sphagna* bilden in ihrer Jugend einige Wurzeln (»Rhizoïden«) später sind sie wurzellos. Von *Ceratophyllum* sagt Schleiden (Linnaea 1838, pag. 345) dass bei der Keimung die Pflanze sich nicht durch Wurzeln befestige. Das Radicularende schiebt sich bei der Keimung aus der Samenschale hervor und richtet sich nach unten, »die *Radicula* dagegen bleibt fortwährend ein grünes Zäpfchen und entwickelt sich gar nicht weiter.« — Eine genauere Untersuchung des Vorgangs ist mir nicht bekannt.

[1]) Vergl. Westermaier und Ambronn, Verh. des bot. Ver. der Prov. Brandenburg 1880, pag. 58. Die Scheitelzelle und die jüngsten Segmente derselben wachsen dabei zu Haaren aus. Die haubenlose Wurzel hat dann einen ähnlichen Habitus (und wohl auch eine ähnliche Funktion) wie die Zipfel der Wasserblätter der verwandten *Salvinia*, welche wurzellos ist.

[2]) Janczewski, recherches sur le développement des racines dans les Phanérogames. Ann. des scienc. nat. V. Sér. t. XX. 1874, pag. 167.

[3]) Vergl. auch Jörgensen, Ueber haubenlose Wurzeln. Bot. Centralblatt 2. Bd., pag. 635, wo angegeben wird, dass die Wurzeln der Bromeliaceen, die anfangs, so lange sie im Stengel fortwachsen, eine Wurzelhaube besitzen, dieselbe nach dem Hervortreten verlieren.

[4]) Klein, Botan. Centralblatt. Bd. 1, pag. 23.

funktionirende Hauptwurzel des Keimlings der bekannten Schmarotzerpflanze *Cuscuta*[1]) ist zeitlebens haubenlos. Sie hat nur die Aufgabe die Keimpflanze im Boden zu fixiren und ihr im ersten Entwicklungsstadium Wasser zuzuführen. Sie beginnt meist schon zwei Tage nach der Keimung abzusterben, und mit ihr natürlich die ganze Keimpflanze, falls sie bis dahin nicht eine Nährpflanze gefunden hat, auf welcher sie schmarotzen kann. Wie andere, unter bestimmten Lebensbedingungen nutzlos gewordene Organe wird also die Wurzelhaube in einigen Fällen im Laufe der Entwicklung abgestreift, in andern gelangt sie gar nicht mehr zur Entwicklung. Uebrigens sind hierfür noch unten, bei Besprechung der metamorphen Wurzeln anzuführende Fälle zu vergleichen.

Hier genügt es, darauf hingewiesen zu haben, dass der Besitz einer Wurzelhaube eben auch kein absolutes Merkmal der Wurzeln ist, sondern nur den »typisch« gebauten derselben zukommt.

Die Erkenntniss, dass die typischen Wurzeln ganz allgemein eine Wurzelhaube besitzen, ist erst jüngeren Datums. Noch in DE CANDOLLE's physiologie végétale (1832) herrscht die unklare Vorstellung von den »*spongioles*« welche die Wurzelspitzen bedecken sollen. So pag. 41 a. a. O. »la succion des racines s'exécute par des points spéciaux qu'on nomme spongioles, qui sont composés d'un tissu cellulaire très fin et toujours nouveau, puisque les racines s'allongent sans cesse par leur extrémité.« Wurzelhaube und Wurzelvegetationspunkt sind hier also vollständig confundirt, und die Bedeutung der Haube ganz verkannt. Die letztere pflegte man dann als Eigenthümlichkeit der Wurzeln einiger Wasserpflanzen hervorzuheben, bei denen sie besonders leicht sichtbar ist, so *Lemna* nnd *Pistia* (SCHLEIDEN, Grundzüge. 1. Aufl. 1843. pag. 120).

TRÉCUL[2]) ist wohl der erste gewesen, welcher das Vorkommen der Wurzelhaube bei einer grösseren, verschiedenen Verwandtschaftskreisen angehörigen Anzahl von Pflanzen nachwies, was alle nachfolgenden Untersuchungen bestätigt haben.

Es giebt indess nach den oben angeführten Beispielen auch haubenlose Wurzeln und dass andererseits die Fähigkeit der Sprosse zur Blattbildung ebensowenig eine durchgreifende ist, wurde früher an verschiedenen Beispielen dargethan. Es genüge hier zu erinnern an die wurzelähnlichen, mit verkümmernden Blattanlagen versehenen Sprosse von *Haplomitrium*, *Sendtnera* und *Psilotum* (pag. 271), an die vollständig blattlosen Büschel-Zweige von *Asparagus* und die Stachelborsten von *Setaria*, *Pennisetum* und *Cenchrus*, von denen die der erstgenannten Kategorie ja auch in ihrem Habitus mit den Wurzeln übereinstimmen.

Noch wurzelähnlicher sind die sogenannten »Wurzelträger« mancher *Selaginella*-Arten (*S. Martensii*, *Kraussiana* u. a.)[3]). Sie entspringen an den Stellen, wo die (scheinbaren) Gabelungen stattfinden und wachsen nach abwärts. Endogen an ihrer Spitze werden schon frühe einige Wurzeln angelegt, die aber erst dann sich entwickeln, wenn der Wurzelträger in die Erde eindringt, oder in sehr feuchter Luft sich befindet. Der Vegetationspunkt des Wurzelträgers stellt dann sein Wachsthum ein. Wie PFEFFER[4]) beschrieben, hat, findet man diese Wurzelträger zuweilen in beblätterte Sprosse umgebildet, besonders dann, wenn die über den Wurzelträgern stehenden beiden Gabelsprosse weggebrochen waren. Wir haben in diesem Falle (obwohl er experimentell noch weiter zu untersuchen ist), jedenfalls Recht zu der Annahme, dass das Abbrechen der Sprossanlagen eine erhöhte Zufuhr plastischer Substanzen (wenn man diesen allgemeinen, unsere Unkenntniss derselben bezeichnenden Ausdruck gestatten will) in die Wurzelträgeranlagen bewirkt und dieselben zum Austreiben veranlasst hat. Dass derselbe Vorgang auch an unverletzten Sprossen eintritt, ist kein Grund gegen die Annahme einer solchen Correlation: denn dieselben Vorgänge können sich ja auch am unverletzten Sprosse abspielen, die bei der Verletzung veranlasst werden. — Die Frage, ob die Wurzelträger als metamorphe, blattlose Sprosse oder als Wurzeln ohne Haube zu betrachten seien (mit denen sie im Habitus übereinstimmen), bleibt vorerst zweifelhaft. Im letzteren Fall würde eine Umwandlung von Wurzeln in Sprosse nach dem oben Angeführten nicht selten stattfinden. Derartige Fälle sind nun in der That von anderen Pflanzen bekannt. Sehen wir von zweifelhaften Angaben ab, so sind hier zwei Monokotylen, *Neottia nidus avis*[1] und *Anthurium longifolium* zu nennen. Bei der erstgenannten Pflanze findet man nicht selten, dass einzelne Wurzeln an ihrer Spitze in Sprosse übergehen, indem sie die Wurzelhaube verlieren und neue Blätter bilden. Der Vorgang des Verschwindens der Wurzelhaube ist zwar noch nicht genauer bekannt, es kann aber dennoch keinem Zweifel unterliegen, dass wirklich sich die Wurzelspitze in eine Sprossspitze verwandelt. Und dasselbe gilt für *Anthurium longifolium*[2], nur dass die Sprossbildung hier (wenigstens bei den allein darauf untersuchten kultivirten Exemplaren) seltener auftritt als bei *Neottia*. Es bildet sich aus der Wurzelspitze ein Spross, der zunächst einige Schuppen-, dann Laubblätter producirt, und später zu einer selbstständigen Pflanze wird.

---

[1]) Vergl. KOCH, Unters. über die Entwickl. der Cuscuteen, HANSTEIN, botan. Abhandl. II., 3.

[2]) TRÉCUL, Recherches sur l'origine des racines. Ann. des scienc. nat. 3. série, t. 6. 1846.

[3]) NÄGELI und LEITGEB, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln. pag. 124. (Beiträge zur wiss. Botanik von C. NÄGELI. IV. Heft.

[4]) PFEFFER, Die Entwicklung des Keimes der Gattung *Selaginella* in HANSTEIN, Bot. Abh. I. 4. 1871. pag. 67. — Bei anderen *Selaginella*-Arten (z. B. *S. laevigata* und *S. cuspidata*) entspringen echte Wurzeln an den unteren Gabelungsstellen des Stammes, an den oberen Wurzelträger, während *S. denticulata*, *helvetica* u. a. solche überhaupt nicht besitzen. Es lässt sich wohl kaum mit Sicherheit entscheiden, ob die »Wurzelträger« als metamorphe Sprosse oder hauben-

Es ist kaum zu bezweifeln, dass die Umwandlung von Wurzeln in Sprosse noch mehr verbreitet ist.[3] van Tieghem[4] giebt sie z. B. auch für *Ophioglossum vulgatum* an. Auf den Wurzeln dieser Pflanze entstehen sehr häufig Adventivsprosse, es ist dies die einzig sicher nachgewiesene Vermehrungsart dieser Pflanze, da die Sporenkeimung wenigstens bis jetzt nicht bekannt ist. Ausser diesen Adventivsprossen kommt aber nach dem genannten Autor auch noch die Umbildung der Wurzel- in eine Sprossspitze vor: Die Wurzelspitze krümmt sich aufwärts, rundet sich halbkugelig ab, verliert ihre Haube und wird zu einer Sprossanlage, während

---

lose Wurzeln zu betrachten sind, Analogiegründe sprechen für letzteres. Auf die Thatsache, dass der Gefässcylinder des Wurzelträgers von *S. Kraussiana* sich centrifugal entwickelt (Nägeli, a. a. O. pag. 126), also von dem Entwicklungsgang der Wurzeln darin abweicht, möchte ich um so weniger Gewicht legen, als bei *S. Martensii* die Primordialgefässe an der Peripherie des Gefässstranges liegen. Dass die Gefässstränge der Wurzelträger sich bei der Gabelung derselben ganz ähnlich verhalten wie die der Wurzeln, hat van Tieghem des Näheren dargelegt (Ann. des sciences nat. 5. sér. t. XIII. pag. 96 ff.

[1] Vergl. Warming, om rödderner hos *Neottia nidus avis* (wo die ältere Literatur angegeben ist), in Vidensk, Medd. fra den naturh. Foren. i Kjöbenh. 1874. No. 1—2.

[2] Goebel, Ueber Wurzelsprosse von *Antherium longifolium*. Bot. Zeit. 1878. pag. 645.

[4] van Tieghem, a. a. O. pag. 111.

[5] Nach einem Citat von Pfeffer (a. a. O. pag. 75) hat Karsten angegeben, dass er aus einer Wurzelspitze von *Dioscorea* einen beblätterten Spross aus der Spitze einer Seitenwurzel eine gefüllte Balsamine hervorgehen sah (Karsten, Vegetationsorgane der Palmen, pag. 113, Flora, 1861. pag. 232). Die Angaben von Vaucher (hist. phys. vol. IV. pag. 232) über *Tamus communis* sind viel zu unbestimmt, als dass sich daraus entnehmen liesse, ob hier ein analoges Verhalten wie bei *Neottia* und *Anthurium* vorliegt.

eine neu entstandene Wurzel in der Richtung der alten weiterwächst. Die Angaben VAN TIEGHEM's sind aber so wenig eingehend, dass mir seine Auffassung noch einigermaassen zweifelhaft erscheint.

Es genügt, hier noch auf die bekannten anatomischen Differenzen von Wurzel und Stengel hinzuweisen. Was nun die Haupteigenthümlichkeit der Wurzel, die Wurzelhaube betrifft, so haben zahlreiche mühsame Arbeiten der letzten Jahre die Entwicklung derselben klarzulegen gesucht. Das werthvolle, hierbei zu Tage geförderte Material, das übrigens in mehr als einer Beziehung noch kritischer Durcharbeitung bedarf, ist zwar für die Lehre von der Zellenanordnung sehr wichtig, organographisch aber von sehr geringer Bedeutung. Denn selbst bei nahe verwandten Pflanzen finden sich Differenzen in der Vertheilung der Meristeme in der Wurzelspitze. Ich begnüge mich deshalb, hier auf Grund der wichtigsten vorliegenden Abhandlungen[1]) kurz die gewonnenen Resultate anzuführen.

Da die Wurzelhaube ihre äusseren Zellschichten successive verbraucht (meist unter Verschleimung der Zellmembranen, wodurch die Wurzelspitze schlüpfrig wird, und so sich ihr Eindringen in den Boden erleichtert), so ist klar, dass an der Grenze von Wurzelhaube und Wurzelkörper ein Theilungsgewebe vorhanden sein muss, aus welchem die Wurzelhaube ständig regenerirt wird. In der Wurzelspitze selbst lassen sich meist wie beim Spross-Dermatogen, Periblem und Plerom[2]) unterscheiden, über deren Verhältniss pag. 140 ff. zu vergleichen ist. Es fragt sich in welchem Verhältniss das die Wurzelhaube erzeugende Meristem (das »Kalyptrogen«) zu den genannten Meristemen steht. Es lassen sich hier zunächst zweierlei Kategorien unterscheiden: bei der ersten ist das Kalyptrogen von den Wurzelmeristemen (wie sie kurz genannt sein mögen), ganz unabhängig, bei der zweiten ist dies nicht der Fall.

A) Monokotylen.

1. Die junge Epidermis (Dermatogen) überzieht, wie beim Spross der Angiospermen, die ganze Wurzelspitze und bildet die Grenze gegen das »Kalyptrogen.« Dieser Fall findet sich nur bei einigen Monokotylen mit hinfälliger Wurzelhaube und begrenztem Spitzenwachsthum, den Wasserpflanzen *Pistia Stratiotes* und *Hydrocharis*. Es ist dieser Fall principiell nicht unterschieden von dem folgenden.

2. Auch hier ist ein von der jungen Epidermis unabhängiges Kalyptrogen vorhanden, der Unterschied vom vorigen Fall liegt nur darin, dass wenn man die Epidermis von den älteren Theilen aus nach der Spitze hin verfolgt, dieselbe sich an der Wurzelspitze in einem Theilungsgewebe verliert, aus welchem Epidermis und Periblem (Rinde) hervorgehen. Mit andern Worten, es wird die Epidermis hier also später differenzirt als im ersten Fall. Hierher gehören eine Anzahl monokotyler Familien. So die untersuchten Gramineen (vergl. Fig. 83 rechts), Cyperaceen,

---

[1]) Von demselben seien, ausser den oben angeführten Abhandlungen von JANCZEWSKI und HANSTEIN's embryologischen Untersuchungen noch genannt: REINKE, Unters. üb. Wachsthumsgesch. und Morphol. der Phanerogamenwurzel (HANSTEIN's Abh. Bd. I.); HOLLE, Ueber den Vegetationsp. d. Angiospermenwurzel; Bot. Zeit. 1876; TREUB, Le meristème prime de la racine des Monokot. Leyde 1876 (nicht gesehen), ERIKSSON, Ueber das Urmeristem der Dikotylenwurzeln (PRINGSH. Jahrber. XI. pag. 380), FLAHAULT, recherches sur l'acroissement terminale de la racine chez les Phanérogames (Ann. d. scienc. nat. 6. Sér. t. VI.), SCHWENDENER, Ueber das Scheitelwachsthum der Phanerogamenwurzeln. Sitz. Ber. d. Berliner Akad. 1882.

[2]) Es ist hier nicht der Ort, die Frage nach der Selbständigkeit dieser »Meristeme« zu erörtern. Namentlich SCHWENDENER (Ueber das Scheitelwachsthum der Phanerogamenwurzeln Sitzber. d. Berl. Akad. 1882), hat neuerdings die Selbständigkeit des »Plerom« angefochten, wozu auch die Abbildungen anderer Autoren mehrfach Anlass gaben. Es fehlt aber an Beobachtungsreihen zur Entscheidung dieser Frage, für welche sich eine allgemein gültige Lösung wohl auch nicht ergeben wird. Für einige Fälle z. B. *Heleocharis* wird eine Scheitelzelle angegeben, hier hätten also Plerom, Periblem und Dermatogen eine gemeinsame Initiale, aus der aber nicht wie bei Filicineen und Equisetineen auch die Wurzelhaube hervorgeht.

Juncaceen, Cannaceen, Zingiberaceen, *Sagittaria*, *Vallisneria*, *Stratiotes aloides* u. a. Die Wurzelspitze hätte hier also, wenn wir der Ansicht von der Getrenntheit von Dermatogen Periblem, Plerom folgen, drei Meristeme: 1. Calyptrogen, 2. Dermatogen-Periblem (gemeinsam) 3. Plerom.

3. Die Initialen von Wurzelhaube und Periblem sind an der Wurzelspitze nicht gesondert, sondern gehen aus einem gemeinschaftlichen Meristem hervor. So z.B. einige Liliaceen, einige Aroïdeen u.a. Die Epidermis steht aber nach FLAHAULT auch hier in keinem genetischen Zusammenhang zur Wurzelhaube. Offenbar sind 2 und 3 nicht immer scharf geschieden, und kann eine Wurzel, die im Embryo die Anordnung von 2 zeigt, später in die von 3 übergehen.

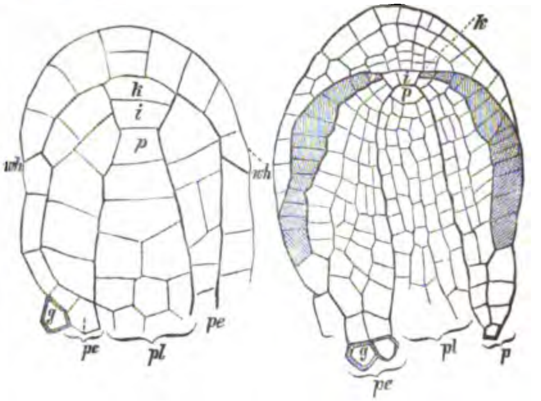


Fig. 83. (B. 404.)

Rechts Längsschnitt durch eine Nebenwurzel von *Oryza sativa*. Die Epidermis ist schraffirt und reicht nicht bis zum Wurzelscheitel, wo die für Epidermis und Periblem gemeinsame Initiale i liegt. Die Wurzelhaube besitzt ein von der Epidermis unabhängiges Meristem, das Kalyptrogen (k) pl Plerom, p dessen Initiale, g Gefässe der Mutterwurzel.

B. Dikotylen.

A. *Helianthus*-Typus. Geht man der älteren Epidermis gegen die Wurzelspitze hin nach, so findet man die Epidermis durch perikline Wände gespalten in eine Anzahl Zellschichten, deren äusserste der Wurzelhaube angehören, während die innerste die junge Epidermis darstellt. Auf dem Wurzelscheitel findet sich mit anderen Worten ein Bildungsgewebe, aus dem Epidermis und Wurzelhaube hervorgehen, das »Dermatokalyptrogen« ERIKSON's (Fig. 84). Es kommt ganz auf dasselbe heraus, ob man die Wurzelhaube hier aus einer wiederholten Spaltung des Dermatogens hervorgehen lässt oder letzteres als die innerste Schicht der Wurzelhaube betrachtet, oder das beide erzeugende Theilungsgewebe mit einem indifferenten Namen bezeichnet. Da theilweise schon differenzirte Epidermiszellen sich an der Wurzelhaubenbildung ebenfalls betheiligen, so ist die alte HANSTEIN'sche Auffassung die Wurzelhaube sei hier ein Produkt der Epidermis, wohl die einfachste. Es gehören hierher eine grosse Anzahl Dikotylen, so z. B. Compositen (*Helianthus*), Cruciferen (*Raphanus sat.*, *Brassica*, *Sinapis*), Solaneen etc.

Hier finden sich also drei »Meristeme:« Dermato-Kalyptrogen (resp. Dermatogen), Periblem, Plerom.

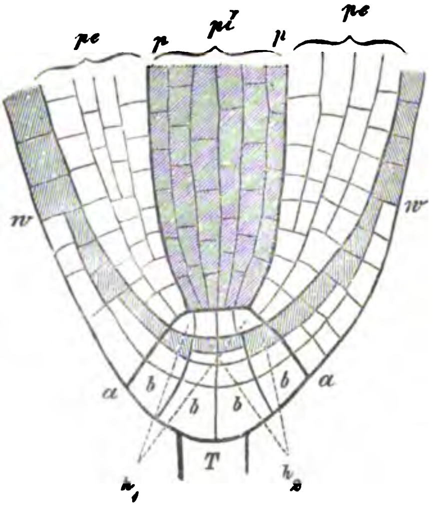


Fig. 84. (B. 405.)

Schematischer Längsschnitt durch das Wurzelende eines Embryos von *Capsella bursa pastoris*. Dermatogen und Plerom sind schraffirt. Das zwischen dem Embryoträger (T) und dem schraffirten Dermatogen (resp. Dermatokalyptrogen gelegene) Gewebe ist die Wurzelhaube.

B. Verfolgt man die Epidermis nach oben, so findet man wie im vorigen Falle perikline Spaltungen derselben. Allein die Epidermis ist gegen das »Periblem« nicht scharf abgegrenzt. Die Wurzelhaube entspringt also nicht aus einem Dermato-Kalyptrogen, sondern am Wurzelscheitel findet sich ein Bildungsgewebe, das dem Wurzelkörper und der Wurzelhaube gemeinsam ist. Es lassen sich zwei Fälle nach den Angaben der Autoren unterscheiden:

1. Neben dem für primäre Rinde (Periblem), Epidermis (Dermatogen) und Haube gemein-

Schnitt etwa da geführt wird, wo die bogige Anordnung der Zellen in die gerade übergeht, (vergl. Fig. 82, die Stelle, wo die Periklinen als — annähernd — gerade Linien verlaufen). Nach etwa 24 Stunden wachsen die der Schnittfläche angrenzenden Zellen sämmtlicher Gewebe aus, es bildet sich ein die Wundfläche bedeckender Gewebecomplex, ein Callus, der aus fast gleichartigem Gewebe besteht. Nach weiteren 24 Stunden wird eine neue Epidermis und eine neue, provisorische Wurzelhaube angelegt. Die Epidermis bildet sich in einer Zone des aus Rindengewebe hervorgegangenen Callus, indem in jeder Längsreihe des Calluszellgewebes eine Zelle ihre Aussenwand in der für Epidermiszellen charakteristischen Weise verdickt, einen dichteren Inhalt annimmt, und sich von nun an nicht mehr durch perikline, sondern nur durch antikline Wände theilt. Alles dasjenige Callusgewebe, welches ausserhalb der neugebildeten Epidermis liegt, wird zur provisorischen Wurzelhaube. Unter der Epidermis werden dann bogig angeordnete Rindenzellreihen hergestellt, die sich den vorhandenen anschliessen, und ähnlich wird der »Plerom«-Körper nach oben ergänzt. Das ausserhalb der Epidermis, deren Ausbildung gegen den Scheitel (resp. das Centrum hin) fortschreitet, liegende Gewebe wird zur Wurzelhaube, und es hat sich so schliesslich ein vollständiger Wurzelvegetationspunkt regenerirt, so vollständig, dass die Wurzel ihrem Baue nach dann ganz identisch ist mit einer ungestört weitergewachsenen. — Wird die Wurzelspitze weiter nach rückwärts abgeschnitten, so wird das Längenwachsthum der Wurzeln sistirt. Der Callus bildet sich hier nur aus dem Gewebe des Gefässbündelkörpers. Die neue Spitze bricht dann aus der Wundfläche hervor. Schneidet man noch mehr von der Wurzelspitze ab (genaue Ortsbestimmungen lassen sich natürlich kaum geben), so tritt überhaupt keine Regeneration ein, sondern es wird nur aus dem Rindengewebe ein Callus gebildet, welcher die Wunde verschliesst. Vielfach aber stellt sich bei Wurzeln, deren Wurzelspitzen verloren gegangen sind, eine Nebenwurzel in die Wachsthumsrichtung der Hauptwurzel und setzt so dieselbe »sympodial« fort, wie Analoges ja auch bei Sprossen sehr häufig geschieht. —

Bei andern Samenpflanzen *(Pisum, Vicia)* werden ganz entsprechende Regenerationsvorgänge beobachtet, wie die eben von *Zea Mays* kurz geschilderten. Besonders häufig scheinen sie nach Warming auch bei den Podostemoneen vorzukommen. Hervorzuheben ist noch, dass die Epidermis sich im Callus differenzirt, nicht etwa in dem von der alten Epidermis gelieferten Gewebe (an welche sie sich anschliesst), sondern in dem von dem Rindengewebe ausgegangenen Callus. Aehnlich zeigt auch die Anlegung der Wurzel am Embryo, dass die Wurzelepidermis zwar an die des Stämmchens sich anschliesst, aber einen andern Ursprung hat, als dieselbe.

§ 2. Anlegung der Wurzeln. 1. Am Embryo. Wir können hier Entstehung und Wachsthum der Wurzeln für das bei der Besprechung der Embryobildung früher (pag. 165 ff.) vorgeführte Beispiel, der *Capsella bursa pastoris* ziemlich lückenlos verfolgen. Es handelt sich nur darum nachzuweisen wie aus Fig. 84, Fig. 86, 5, zu Stande kommt, welche ein älteres Stadium des Wurzelendes des Keimes im Längsschnitt darstellt. Das Wurzelende des Keimes differenzirt sich hier relativ spät, erst nachdem der obere, die Cotyledonen, den Sprossvegetationspunkt und das hypokotyle Glied liefernde Theil des Embryo's schon ein durch zahlreiche Zellwände gefächerter Gewebekomplex geworden ist, tritt in der »Hypophyse« die Perikline auf, welche dieselbe in zwei Zellen, h_1 und h_2 theilt (Fig. 86, 3). Aus h_1 gehen wie die Vergleichung mit Fig. 84, und Fig. 86, 5, zeigt, die »Periblеminitialen« hervor (deren Verhältniss zu denen des Pleroms hier unerörtert bleiben mag) h_2 aber theilt sich wie Fig. 83, 5, zeigt durch eine zweite Perikline. Die schraffirte Zellschicht stellt das Dermatogen der Wurzel vor, der unter derselben liegende Theil von h_2 (der ebenso wie die andern aus der Hypophyse hervorgegangenen Zellen durch einige Antiklinen zerklüftet ist) die erste Schicht der Wurzelhaube, sie ist in Fig. 84 mit b, b bezeichnet, und ist also streng genommen kein Produkt des Wurzeldermatogens. Das letztere behält auf dem Scheitel der Wurzel den Charakter eines Theilungsgewebes, das sich, wie Fig. 86 zeigt, durch perikline Wände spaltet, gelegentlich ist dies auch bei älteren Dermatogen- resp. Epidermiszellen der Fall, und wir können also hier, wie oben erwähnt, die Wurzelhaube als ein Produkt des Dermatogens betrachten. Die Grenze zwischen Wurzel und hypokotylem Glied am Embryo können wir darin finden, das die Epidermis der Wurzel von der Wurzelhaube bedeckt ist

Für *Alisma* hatte Hanstein einen ganz dem eben von *Capsella* geschilderten entsprechenden Entwicklungsgang der Wurzel angegeben. Nach Flahault's Darstellung aber kommt der Wurzelspitze des fertigen Embryo's von *Alisma* der oben erwähnte Bau zu, bei welchem ein von der Epidermis unabhängiges Kalyptrogen existirt. In wieweit dies Verhältniss gleich bei der Wurzelanlage zu Stande kommt, bleibt näher zu untersuchen.

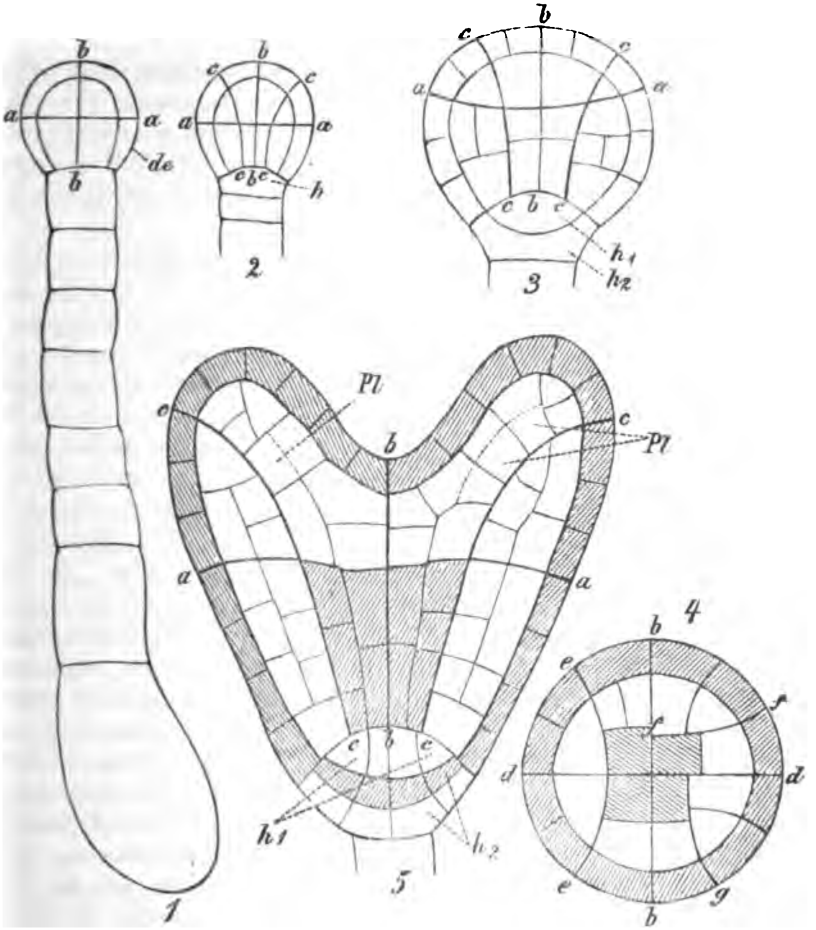


Fig. 86. (B. 407.)

Embryoentwicklung von *Capsella bursa pastoris* in schematischer Darstellung (vergl. pag. 348).

Complicirter gestaltet sich die Wurzelanlage am Keim natürlich dann, wenn dieselbe auf einem noch späteren Stadium erfolgt, und im Innern eines vielzelligen Gewebekörpers vor sich geht, wie bei den Gymnospermen, Gramineen u. a. Die hierbei auftretenden Aenderungen der Zellenanordnung sind noch keineswegs klargelegt; jedenfalls tritt hierbei vielfach der Umstand ein, dass Antiklinen des Keimes später zu Periklinen der Wurzel werden. Für die Gramineen sei hier nur noch erwähnt, dass der unterhalb der Wurzelanlage (gegen die Mikropyle hin) liegende Theil des Embryo's von der heranwachsenden Wurzel nicht wie sonst zerstört wird, sondern mitwachsend die Wurzel als Wurzelscheide *(coleorhiza)* umhüllt bis er bei der Keimung von der Wurzel durchbrochen wird. Die Wurzelepidermis geht bei den Gräsern hervor aus inneren Gewebeschichten des Embryo's. Die bei der Wurzelanlegung am Embryo stattfindenden Vorgänge stimmen offenbar der Hauptsache nach überein mit denjenigen bei der Bildung von Nebenwurzeln an einer Hauptwurzel. Die am Embryo gebildete Wurzel (»Pfahlwurzel« oder primäre Wurzel) ist ausgezeichnet nur durch ihre Stellung (sie bildet bei der Keimung die Fortsetzung des hypokotylen Gliedes) und wenigstens bei vielen Gymnospermen und Dikotylen dadurch, dass sie von allen Wurzeln sich am kräftigsten entwickelt, während sie bei den Monokotylen gewöhnlich früh zu Grunde geht.

2. Bildung von Neben- und Adventivwurzeln. Wurzeln können abgesehen von der normalen Wurzelverzweigung sowohl auf Sprossachsen als Blättern entstehen. Manche Pflanzen mit kriechendem Stamme wie *Aspidium filix mas* und *Nuphar luteum* sind sogar ausschliesslich mit Wurzeln versehen, welche aus den Basaltheilen der Blätter entspringen. In allen diesen Fällen erfolgt die Anlage der Seiten- und der Adventivwurzeln endogen, wie ja auch die Wurzelanlage am Embryo endogen entsteht, da sie entweder (wie z. B. bei den Coniferen) tief im Gewebe des Embryo's oder doch unterhalb des Embryoträgers angelegt wird. Neuerdings sind einige Ausnahmen von der endogenen Entwicklungsweise der Wurzeln bekannt geworden. Exogen entstehen nach WARMING¹) die Wurzeln am Stamme von *Neottia nidus avis.* Sie werden angelegt in der dritten und vierten Periblemlage, während aus der ersten und zweiten, wie es scheint die Wurzelhaube hervorgeht. Die Epidermis funktionirt eine Zeitlang als äusserste Schicht derselben und stirbt dann ab.²) Exogen entstehen ferner nach HANSEN³) die Wurzeln an der Basis der Adventivsprosse und die Adventivwurzeln in den Blattachseln von *Cardamine pratensis*, *Nasturtium officinale* und *silvestre,* während die Adventivwurzeln anderer Wasser- und Sumpfpflanzen (z. B. *Veronica Beccabunga, Polygonum amphibium, Ranunculus fluitans)* in der gewöhnlichen Weise endogen angelegt werden. Für die Keimwurzel von *Ruppia rostellata* giebt WILLE (vergl. oben pag. 172) ebenfalls exogene Anlegung an. Auch das Merkmal der endogenen Anlegung ist somit, wie aus den angeführten Daten hervorgeht, kein durchgreifendes, wenngleich es für die grosse Mehrzahl der Fälle giltig ist.

a) Der Entstehungsort der Seitenwurzeln⁴) an einer (relativen) Haupt-

---

¹) WARMING, om rödderne hos *Neottia Nidus avis* L. Vidensk. Medd. fra den naturhist. For. i Kjöbenhavn 1874, Nr. 1—2.

²) Es erfolgt dies nach WARMING's Figur 9, Taf. IV. a. a. O., so früh, zu einer Zeit, wo die Wurzel noch ein kleiner Höcker ist, dass man aus diesem Grunde hier die endogene Entstehung der Wurzel durch die Annahme retten könnte, die Epidermis nehme an der Wurzelbildung keinen Antheil, sondern würde von der Wurzelanlage nur gedehnt bis sie abstirbt, also sehr allmählich durchbrochen.

³) HANSEN, Vergl. Untersuchungen über Adventivbildungen bei Pflanzen. Abh. der Senckenb. Ges. XII. Bd. pag. 159.

⁴) Vergl. NÄGELI und LEITGEB, Ueber Entstehung und Wachsthum der Wurzeln, a. a. O. Was die Terminologie betrifft, so bezeichne ich die durch Verzweigung einer Wurzel entstehenden Wurzeln als Nebenwurzeln oder Seitenwurzeln, alle anderen als adventive, auch wenn sie ganz constant z. B. an Stämmen auftreten und schon im Vegetationspunkt angelegt werden.

wurzel ist ein fest bestimmter. Sehen wir ab von den Wurzelgabelungen, wie sie bei Lycopodinen vorkommen, so findet die Anlegung von Nebenwurzeln immer statt am Umfang des axilen Gefässbündelkörpers der Wurzel (»des Plerom's). Derselbe ist umgeben von einer einfachen Gewebeschicht, dem Pericambium, welchem nach aussen die innerste Rinden- (Periblem-)schicht angrenzt, die gewöhnlich als »Schutzscheide« oder Endodermis eine eigenartige Ausbildung erfährt.[1] In diesem Pericambium, werden bei den Samenpflanzen die Seitenwurzeln angelegt, bei den Gefässkryptogamen dagegen in der innersten Rindenschicht. Und zwar geht die Wurzelanlage bei den letzteren hervor aus einer einzigen Zelle, während 'sich bei den Samenpflanzen stets eine Mehrzahl von Zellen an der Seitenwurzelbildung betheiligt. Diese Zellgruppe des Pericambiums liegt gewöhnlich einer der Gefässgruppen des axilen Stranges gegenüber, darauf beruht es, dass man die Seitenwurzeln gewöhnlich in so viele Längsreihen angeordnet findet, als der Wurzelgefässstrang Gefässgruppen besitzt. Bei einigen Pflanzen stehen die Nebenwurzelanlagen auch zwischen zwei Gefässtheilen des axilen Stranges, also vor einem Siebröhrentheile desselben. So bei Umbelliferen und Araliaceen, wo das Pericambium vor den Gefässplatten durch Oelgänge unterbrochen ist, ferner bei den Gramineen, wo die äussersten Gefässe jeder Gefässgruppe direkt an das Pericambium anzugrenzen pflegen, also hier ebenfalls eine Lücke in dem Pericambium vorhanden ist. Selten geht aber der Wurzelkörper einer Nebenwurzel allein aus dem Pericambium hervor (so bei *Alisma* und *Sagittaria)*[2]), die innerste Rindenschicht betheiligt sich gewöhnlich an der Wurzelhaubenbildung.

Nur ein Beispiel mag hier angeführt sein, das der Wurzelverzweigung von *Oryza sativa*[3]). Die Wurzelanlagen entstehen aus Pericambiumzellen, welche zwischen zwei Gefässgruppen (g, g, Fig. 88) liegen. Es sind im Längsschnitt der Wurzelanlage (Querschnitt der Hauptwurzel) gewöhnlich drei Pericambiumzellen, eine mittlere und zwei seitliche, die an der Wurzelanlage theilnehmen, es ist eine mittlere Zelle, wie der Querschnitt einer solchen Wurzelanlage zeigt, von etwa 6 peripherischen umgeben. Ausserdem aber nehmen auch noch Zellen der innersten Periblemlage (Rinde) an der Wurzelbildung theil, und zwar zwei seitliche angrenzende n, n, und zwei die Wurzelanlage bedeckende (Fig. 87). Aus dieser Anlage gehen folgende Bestandtheile der Wurzel hervor: aus der mittleren Zellreihe (pl, Fig. 87, 88) das »Plerom«, die Peribleminitiale, das Kalyptrogen. Aus den seitlichen Zellreihen: ein Theil des Periblems (vor dem Auftreten der Initiale) und ein Stück der Epidermis; aus den Zellen m, m: die primäre Wurzelhaube und aus den Zellen nn ein Stück primäre Epidermis. Es folgt daraus, dass die einzelnen »Meristeme« hier keineswegs einen gesonderten Ursprung haben, sondern auf recht verschiedenartige Weise zu Stande kommen.

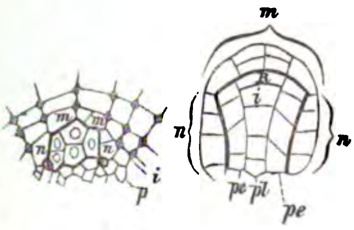
Kehren wir zur Wurzelanlage zurück, so wölben sich die drei Pericambiumzellen nach aussen, sie verlaufen als am Scheitel der Wurzelanlage auseinandergebogene Antiklinen. Später aber wird der untere Theil derselben Zellwände zu Periklinen der jungen Wurzelanlage, z. B. die beiden Wände, welche in Fig. 87 (rechts) die mittlere Zellreihe einschliessen, sind die Periklinen, welche in Fig. 88 das Plerom begrenzen. Ein solches »Periklinwerden« von Antiklinen

---

[1]) Vergl. DE BARY, Vergl. Anatomie, pag. 129.

[2]) JANCZEWSKI, recherches sur le développement des radicelles dans les Phanérogames. Ann. des scienc. nat. V. sér. t. 20. pag. 208—233.

[3]) Vergl. NÄGELI und LEITGEB, a. a. O., das Folgende auf Grund eigener Untersuchung.



(B. 408.) Fig. 87.

Anlegung der Nebenwurzeln von *Oryza sativa* (nach Nägeli und Leitgeb). Links junges Stadium, auf einem Querschnitt der Mutterwurzel. Die Nebenwurzel entspringt aus dem Pericambium p, in den Zellen desselben, welche die Wurzel anlegen sind zur Verdeutlichung die Zellkerne gezeichnet nn, mm Zellen der Rinde, die an der Wurzelbildung theilnehmen. Rechts älteres Stadium der Nebenwurzel im Längsschnitt, pe, pl, pe, die drei Zellreihen, aus denen Periblem und Plerom hervorgehen. k (in der Fig. irrthümlich R) Zelle, die zur Bildung der Wurzelhaube mit verwendet wird.

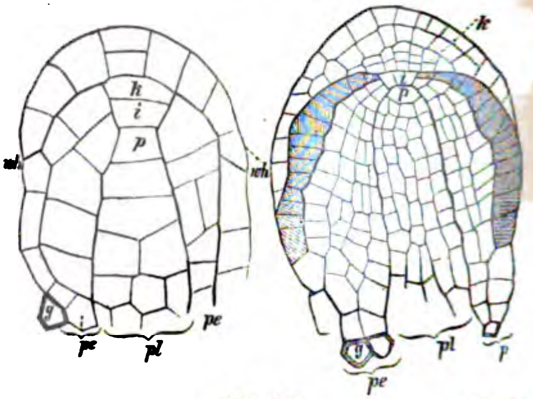


Fig. 88. (B. 409.)

Längsschnitte durch Nebenwurzeln von *Oryza sativa*. Links jüngeres Stadium, rechts älteres, das aber die Rinde der Mutterwurzel noch nicht durchbrochen hat. wh Wurzelhaube, k Kalyptrogen. g Gefässe der Mutterwurzel, e Periblem, p Pleromnitiale.

kommt, wie mir eine grössere Reihe vergleichender Untersuchungen gezeigt hat, bei der Anlegung von Nebenwurzeln an Hauptwurzeln, und von Hauptwurzeln an Embryonen sehr häufig vor und ist bei der Frage nach den hierbei stattfindenden Wachsthumsvorgängen besonders zu berücksichtigen. Es theilen sich die Zellreihen durch Querwände und die Zellen mm und nn folgen dem Wachsthum der Wurzelanlage. Durch perikline Spaltung bilden die Zellen mm die primäre Wurzelhaube. Die mittlere Zellreihe wächst am stärksten, ihre Endzelle ist, wie Fig. 88 zeigt, verbreitert. Schon auf dem in Fig. 87 rechts dargestellten oder auf einem späteren Stadium wird von der mittleren Zellreihe eine Zelle abgegrenzt, die der Wurzelhaube hinzugefügt wird und aus der nun das »Kalyptrogen« derselben hervorgeht. Die unter dieser Zelle liegende (Fig. 88 links) ist die Initiale des Periblems. Sie theilt sich durch Antiklinen und fügt dadurch dem »Periblem« am Scheitel neue Zellen hinzu, die sich nun namentlich durch Periklinen zerklüften. Und zwar wird von diesem Segment der Perибleminitiale gewöhnlich schon durch die erste, perikline Theilung eine Epidermiszelle abgesondert. Eine Theilung der »Initiale« oder wenn man will, Periblem-Scheitelzelle[1]) durch Querwände konnte ich nicht beobachten, vielmehr sah ich immer unterhalb derselben eine »Pleromnitiale«, deren Theilungsmodus nicht festgestellt wurde, aber häufig deutlich als durch nach entgegengesetzten Richtungen schief geneigte Wände vor sich gehend erkennbar war. Dass in längeren Zwischenräumen doch vielleicht von der Perибleminitiale eine Zelle dem Plerom hinzugefügt wird, ist natürlich ja immerhin möglich, die direkte Beobachtung aber zeigte davon, wie erwähnt, nichts. Aus den Zellen m m, die sich periklin und antiklin zerklüften, gehen die ersten Lagen der Wurzelhaube hervor, während die Zellen nn sich durch Querwände fächern und sich deutlich an die Wurzelepidermis anschliessen[2]). Ein andere Parthie derselben geht durch Abspaltung entweder aus dem primären oder dem durch die Initialen erzeugten Periblem hervor.

---

[1]) In einigen Fällen schienen es zwei Initialen zu sein, wie sie auch sonst angegeben werden. Möglich, dass das mit der Dicke der Wurzel wechselt.

[2]) Gelegentlich spalten sie sich auch durch perikline Wände, und tragen so zur Verstärkung des Periblems bei.

Etwas verwickelter gestalten sich natürlich die Verhältnisse, wenn eine grössere Anzahl von Zellreihen an der Nebenwurzelbildung theilnimmt, wie z. B. bei *Zea Mays*[1]. Immerhin aber sind die Verhältnisse ganz analog, sie zeigen uns, dass den Ursprungsdifferenzen der »Meristeme« offenbar kein grosses Gewicht beizulegen ist, dass der Zusammenhang dieser Meristeme bei der jungen Wurzelanlage ein anderer sein kann, als bei der älteren (wo das »Kalyptrogen« z. B. von dem Periblem und Plerom ganz unabhängig ist) und dass endlich die Differenz von den Gefässkryptogamen, wo die Wurzelanlage aus der innersten Rindenschicht hervorgeht, insofern keine sehr grosse ist, als auch bei den Samenpflanzen, wie das geschilderte Beispiel zeigt, die innerste Rindenschicht an der Wurzelbildung sich betheiligt. Wir sehen ferner, dass an der fertigen Wurzel zwar die Initialen der Haube, des Rindenkörpers (incl. Epidermis) und des Centralcylinders (Plerom) von einander unabhängig sind, dass sie aber auf einem gewissen Stadium der Wurzel in einem genetischen Verhältniss zu einander stehen, nicht unähnlich dem, wie es in der Wurzelspitze der Gefässkryptogamen stattfindet. Alles das deutet darauf hin, dass die Differenzen der Zellanordnung in der Wurzel im Grunde recht wenig Bedeutung haben.

Es durchbrechen die Seitenwurzeln die Rindenschichten der Mutterwurzel gewöhnlich relativ spät. Die Wurzeln von *Nuphar* z. B. findet man auf eine Strecke von 10 und mehr Centim. oberhalb der Wurzelspitze frei von Nebenwurzeln. Die erste Bildung der Wurzelanlagen findet in den von NÄGELI und LEITGEB untersuchten Fällen nahe an der Scheitelregion der Wurzel statt, zu einer Zeit, wo die für die ersten Gefässe bestimmten Zellen sich noch nicht von den übrigen unterscheiden lassen. Für *Polygonum Fagopyrum* giebt JANCZEWSKI an (a. a. O. pag. 219), dass die Nebenwurzeln nahe dem Wurzelvegetationspunkt in dem noch von der Wurzelhaube bedeckten Gewebe entstehen, das noch keine verholzten Gefässe besitzt, auch bei *Pistia* entstehen die Nebenwurzeln einem noch nicht verholzten Gefässe gegenüber. Jedenfalls sind zur Zeit der Nebenwurzelanlegung die Zellen des Rindengewebes der Wurzel vielfach schon in den Dauerzustand übergegangen und sind zwischen denselben Intercellularräume aufgetreten.

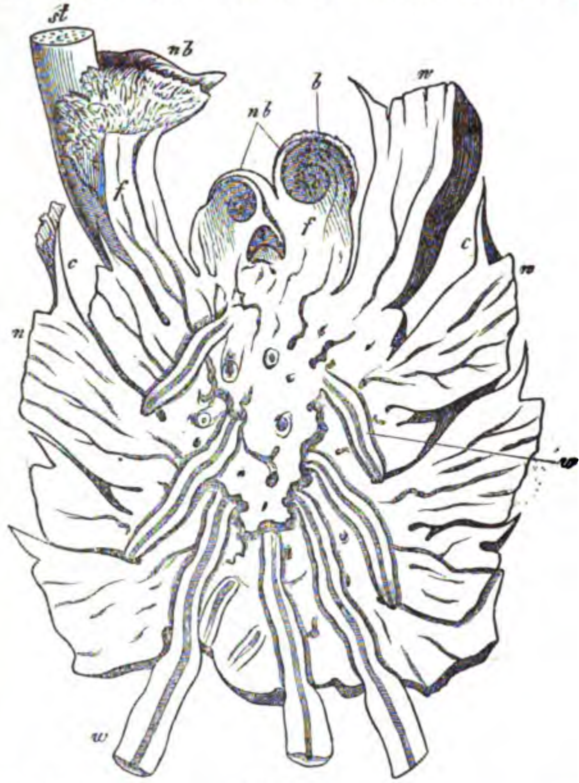
b) Adventivwurzeln.

Wurzeln werden aber nicht nur im Vegetationspunkt, sondern auch in dem des Sprosses in nicht seltenen Fällen angelegt. Namentlich gilt dies für Gefässkryptogamen, wie die Fig. 89 für *Marattia* zeigt. Die nahe der Stammspitze entstandenen Wurzeln wachsen im Innern des kurzen knollenförmigen Stammes hinab, bis sie aus demselben hervortreten, und in die Erde eindringen. In noch auffallenderer Weise findet ein solches Hinabwachsen der Wurzeln im Stammgewebe einiger *Lycopodium*-Arten (*L. Phlegmaria*, *L. Selago*, *L. aloïfolium* u. a.) statt. Von Phanerogamen, die sich bezüglich des Anlegungsortes von Wurzeln ähnlich verhalten, seien hier genannt *Gunnera* und *Nuphar*. Von ersterer giebt REINKE[2]) z. B. an, dass die »Beiwurzeln« schon sehr frühzeitig in der Gipfelknospe, gar nicht weit unter dem Vegetationspunkt angelegt worden, in der Nähe von Gefässbündelanlagen. Und ebenso entstehen die aus der Basis der Blätter von *Nuphar* hervorgehenden Wurzeln schon sehr früh, wahrscheinlich noch ehe das Blattgewebe in den Dauerzustand übergegangen ist. Auch die Haftwurzeln des Epheus[1]) entstehen nahe der Stammspitze an der Seite der Gefässbündel und zwar aus der Cambialregion derselben unter Betheiligung der angrenzenden Parenchymzellen. Aehnlichen Entstehungsort zeigen die Wurzeln der Blattstecklinge von *Begonia*, bei den Zweigstecklingen können die Adventivwurzeln auch aus dem Interfascicular-Cambium[2]) entspringen, während bei *Veronica Beccabunga* z. B. ihr Ursprungsort eine dem Pericambium der Wurzeln entsprechende, das geschlossene Gefässbündel umgebende Zellschicht ist, bei Stecklingen von *Achimenes grandis*, *Peperomia* der Callus, ein aus Dauergewebe entstandenes Theilungsgewebe. Ein interessanter hierher gehöriger Fall ist namentlich auch der der Wurzelbildung aus einem interkalaren Vegetationspunkt, wie DRUDE ihn für *Neottia nidus avis* nachgewiesen hat (vgl. Bd. I, pag. 607) vergl. Fig. 90. Wurzeln, die aus älteren, im Dauerzustand befindlichen Pflanzentheilen entspringen, sind also doch vielfach in Theilungsgeweben, Vegetationspunkt, Cambium, Callus etc. angelegt worden. Auch bei den Monokotylen, bei welchen die Adventivwurzeln des Stammes bekanntlich eine sehr wichtige Rolle spielen, werden dieselben schon relativ früh und zwar nach MANGIN in einem Theilungsgewebe angelegt, das die Fortsetzung des Pericambiums der Wurzel ist.[3])

---

[1]) Die von JANCZEWSKI (a. a. O. Taf. 18, Fig. 5 etc.) vorgenommene Abgrenzung von »Periblem« und »Plerom« halte ich nicht für richtig.

[2]) REINKE, Morphol. Abhandl. pag. 62.



(B. 410.) Fig. 89.

Senkrechter Längsschnitt des Stammes einer jungen *Angiopteris evecta;* oben die jüngsten Blätter (b) noch ganz in Nebenblätter nb eingewickelt; st Stiel eines entfalteten Blattes mit seiner Stipula nb; n überall die Blattnarben auf den Fussstücken ff, von denen die Blattstiele sich abgegliedert haben, ww die Wurzeln (natürl. Grösse). Nach SACHS.

Wie es »Ruheknospen« giebt, d. h. Sprossanlagen, die ohne sich zu entfalten, längere Zeit in einem entwicklungsfähigen Zustand verharren, und nur unter besonderen Umständen sich weiter entwickeln, so sind auch für einige Fälle latente Wurzelanlagen bekannt. Wir können hierher kaum zählen die Entwicklungshemmung von normal vorhandenen Wurzelanlagen unter ungünstigen äusseren Bedingungen, wie sie beim Epheu stattfindet, wenn er ohne Unterlage kultivirt wird. Dagegen findet man bei den Weiden[1]) z. B. unter der Rinde latente Wurzelanlagen, namentlich zu beiden Seiten der Achselknospen einzeln oder wie bei *Salix vitellina, pruinosa* u. a. zu mehreren. Diese Wurzelanlagen entwickeln sich an den Weidenstecklingen, während der normalen Vegetation jedenfalls aber nur höchst selten. Ueber die Zeit ihrer Anlegung ist nichts bekannt, wahrscheinlich aber erfolgt dieselbe schon früh, wenigstens giebt VOECHTING für 3—4 Monate alte Zweige von *Sal. viminalis, pruinosa* u. a. dieselben an. Ohne Zweifel finden sie sich auch noch bei anderen Holzpflanzen und Aehnliches findet sich z. B. bei *Equisetum*, wo jede Seitenknospe eine Adventivwurzel anlegt, die aber an den oberirdischen Theilen gewöhnlich nicht zur Entwicklung gelangt. Die letztere kann aber durch Feuchtigkeit und Dunkelheit hervorgerufen werden.

---

[1]) Vergl. REGEL, Jenaische Zeitschr. f. Naturw. X. 1876. pag. 468.

[2]) Auch sonst ist der Ursprung von Wurzeln aus Cambium offenbar nicht selten, er wird z. B. von BLOCH (Unters. über die Verzweigung fleischiger Phanerogamen-Wurzeln, Diss. 1880) für die Nebenwurzeln zweiten Grades von *Daucus Carota, Beta vulgaris* etc. nachgewiesen), während die Nebenwurzeln ersten Grades wie gewöhnlich im Pericambium angelegt werden.

[3]) L. MANGIN, origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les Monocotylédones. Ann. des scienc. nat. VI. sér. I. 14. 1882. pag. 216. — Ein näheres Eingehen auf die in unserer Abhandlung mitgetheilten Thatsachen würde hier zu weit führen.

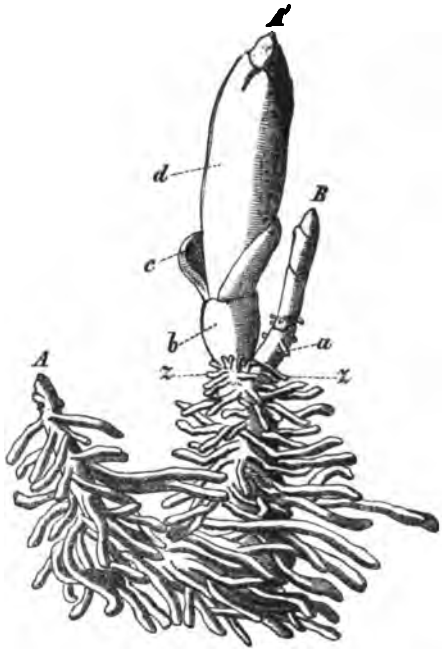


Fig. 90. (B. 411.)
Neottia nidus avis (nach DRUDE). Ganze Pflanze in Winterruhe (nat. Grösse) A' Gipfelknospe der Hauptachse. A älterer, absterbender Theil derselben. zz interkalarer Vegetationsgürtel, aus welchem neue Wurzeln in progressiver Reihenfolge hervortreten.

§ 3. **Metamorphe Wurzeln.** Wie Blätter und Sprosse, so unterliegen auch die Wurzeln der Gefässpflanzen Umbildungen oft sehr auffälliger Art. Der Wechsel in der Funktion ist aber nicht immer mit einer Gestaltveränderung verbunden, sondern äussert sich häufig nur in einer differenten anatomischen Ausbildung.

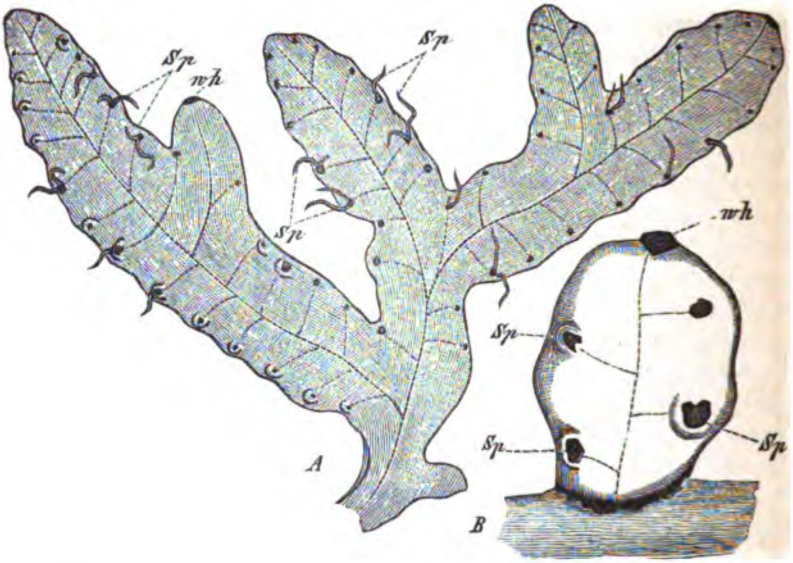
1. Eine Anzahl von Wurzeln ergrünen bei Lichtzutritt (so z. B. die von *Menyanthes, Mirabilis Jalappa* u. a.), während dies bei andern, normal ebenfalls in der Erde wachsenden nicht der Fall ist. Die Wurzeln der epiphytischen Pflanzen enthalten in ihrem Rindenparenchym wohl immer Chlorophyll. Es sind, wie schon oben (pag. 126) erwähnt wurde, bei *Angraecum globulosum* diese grünen Wurzeln die einzigen Assimilationsorgane, da die Blätter zu nicht grünen Schuppen verkümmert sind. Es sei hier auch noch an die aus luftführenden Tracheïden bestehende Hülle erinnert, welche die Oberfläche der Luftwurzeln epiphytischer Orchideen und mancher Aroïdeen überzieht. Sie geht aus dem Dermatogen hervor,[2]) und dient zur Aufsaugung von Feuchtigkeit.

In noch auffallenderer Form finden wir die Wurzeln als Assimilationsorgane ausgebildet bei manchen Podostemaceen,¹) den oben schon mehrfach erwähnten höchst eigenartig organisirten dikotylen Wasserpflanzen, die an Steinen angehefteten in Flüssen wachsen. Die Wurzelausbildung ist bei den einzelnen untersuchten Gattungen eine verschiedene. *Podostemon Ceratophyllum* z. B. besitzt kriechende mit wenig Chlorophyll versehene Wurzeln, die eine, wenn auch nicht stark entwickelte Wurzelhaube besitzen und namentlich dadurch merkwürdig sind, dass sie normal und in grosser Anzahl kräftige (endogen angelegte) Laubsprosse erzeugen, deren jüngste nicht weit vom Wurzelvegetationspunkt entfernt sind. Die eigenthümlichen Haftorgane (»Hapteren«) dieser Wurzeln wurden oben bei Besprechung der Emergenzentwicklung schon erwähnt. Aehnlich wie die Wurzeln verhalten sich auch die von *Tristicha hypnoïdes*, die aber keine Wurzelhauben besitzen.²) Die bisher erwähnten Abweichungen sind solche, die im obigen auch theilweise für Wurzeln anderer Pflanzen angegeben wurden. Sprossbildung auf Wurzeln z. B. ist eine sehr häufige Erscheinung, wenngleich sie wohl nirgends auffallender als bei den genannten Podostemaceen hervortritt. Andere Podostemaceen, namentlich die *Dicraea*-Arten dagegen besitzen sehr auffallend veränderte Wurzeln. Es kommen die letzteren bei *Dicraea elongata* und *D. algaeformis* in zweierlei Modificationen vor. Die einen breiten sich auf der Unterlage kriechend aus und sind dort durch Wurzelhaare und Hapteren angeheftet, die andern dagegen wachsen aufrecht, sie flottiren frei im Wasser,

---

[1]) TRÉCUL, a. a. O.; VOECHTING, Ueber Organbildung im Pflanzenreich I. pag. 24.

[2]) S. DE BARY, Vergl. Anatomie pag. 237 und die dort angeführte weitere Literatur.



(B. 412.) Fig. 91.

Metamorphe Wurzeln von *Dicraea algaeformis* (nach WARMING, vergr.). A verzweigte Wurzeln, die eine Anzahl Sprosse mit einigen Blättern producirt haben (Sp) B junge Wurzel, vergr. Wh Wurzelhaube, sie hat vier endogene Sprossanlagen gebildet (Sp) von denen drei die Rinde durchbrochen haben.

---

¹) WARMING, Familien Podostemacee forste Abh.: vidensk. selsk. Skr. 6 Raekke, Afd. I 1, 1881; II. Afh. ibid. 6. Raekke, Afd. II. 3, 1882.

²) CARIO, Anatom. Unters. der *Tristicha hypnoïdes*, Bot. Zeit. 1881, pag. 24 ff. — CARIO bezeichnete die Wurzeln ihrer Haubenlosigkeit wegen als Thallus, es kann aber nach WARMING's Untersuchungen kein Zweifel mehr sein, dass dieselben wirklich Wurzeln sind.

ähnlich wie viele an ihrer Basis angeheftete Meeresalgen (Fig. 91.) Diese Wurzeln produciren auch hier in progressiver (akropetaler) Reihenfolge Laubsprossanlagen, welche endogen, aber weit von dem centralen Wurzelcylinder (mit dem sie erst später in Gewebecommunication treten) entfernt angelegt werden. Diese Sprosse erreichen aber nur eine geringe Ausbildung und treten in ihrer Bedeutung für die Assimilation jedenfalls weit zurück gegen die reichlich mit Chlorophyll versehenen Wurzeln. Diese haben offenbar ein begrenztes Wachsthum, im Gegensatz zu den dem Substrat angeschmiegten nicht metamorphen Wurzeln. Sie sind bei *D. elongata* rund, bei *D. algaeformis* dagegen platt, bandförmig, im Aussehen einem Laubblatt ähnlich (Fig. 91). Die Wurzelhaube ist nur wenig entwickelt und offenbar rudimentär. Die Blattähnlichkeit dieser sonderbaren Wurzeln von *D. algaeformis* wird noch erhöht dadurch, dass zuweilen auf der einen Seite dieser Blatt-Wurzeln (welche ein Analogon der Phyllocladien darstellen, da wie bei den letzteren die Sprossachse, hier die Wurzelachse blattförmig gestaltet ist), ein dem Pallisaden-Parenchym ähnliches Gewebe sich entwickelt. Die Wurzeln weichen hier also in Gestalt, Wachsthumsrichtung und Funktion vollständig von dem gewöhnlichen Verhalten ab — ihre Ausbildung ist um so auffallender, als in derselben Familie eine wahrscheinlich ganz wurzellose Pflanze, *Castelnavia princeps*, sich findet. Es entsteht hier, durch eigenthümliche Verschmelzung mehrerer Sprossgenerationen ein flaches, thallusähnliches Gebilde, das mit »Hapteren« und Wurzelhaaren am Substrate befestigt ist. Betreffs *Hydrobryum*, das einen Thallus besitzt, der auf seiner ganzen Oberseite endogen stehende Seitensprosse producirt und mit grosser Wahrscheinlichkeit als eine metamorphe Wurzel zu betrachten ist (vergl. WARMING, a. a. O. II., pag. 76 des Sep.-Abd.).

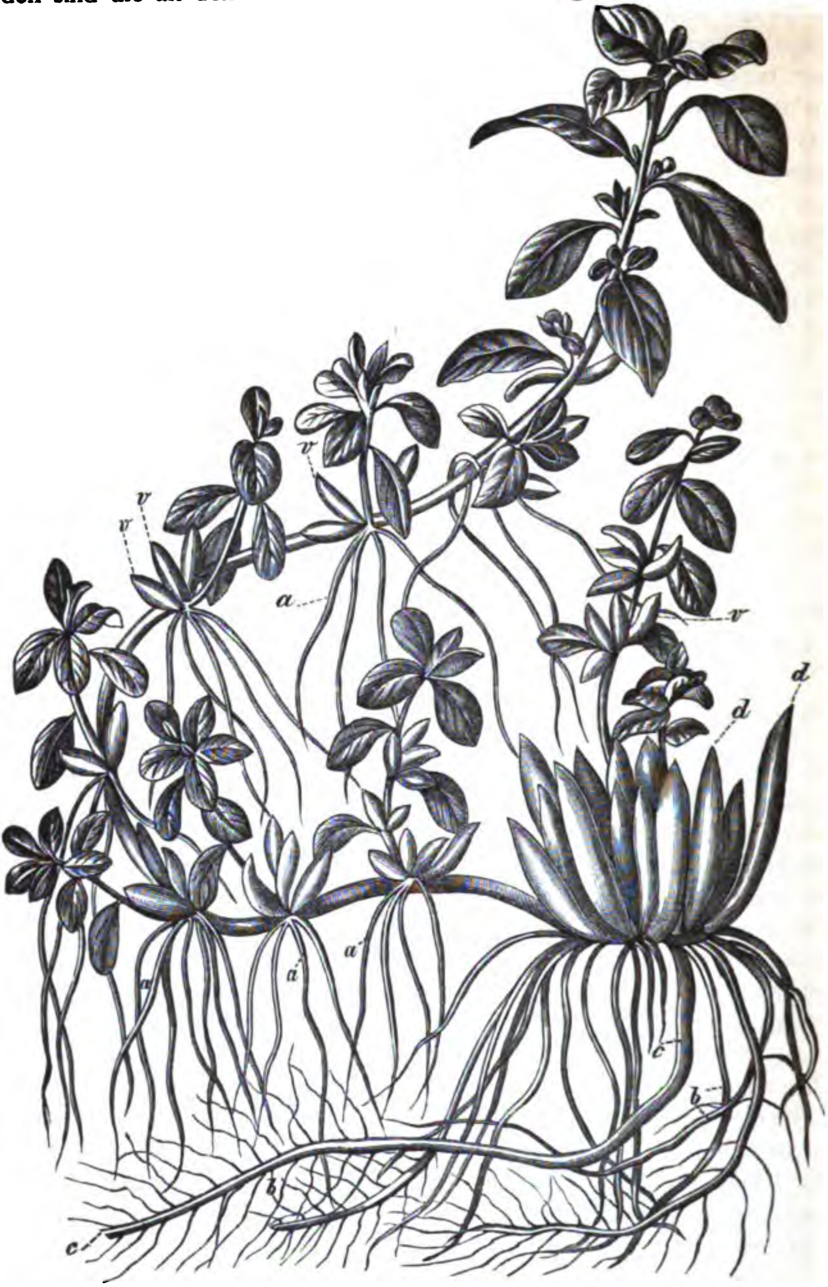
2. Schwimm-Wurzeln. Die Eigenthümlichkeit aufrecht (vertikal), zu wachsen theilen mit den metamorphen Wurzeln von *Dicraea* die Schwimm-Wurzeln einiger *Jussiaea*-Arten.[1]) Es umfasst diese Onagrarieengattung sowohl terrestrische als Wasser- (resp. Sumpf-)pflanzen. Von den letzteren sei *J. repens* hier erwähnt. Die Pflanze wächst meist schwimmend im Wasser, derart, dass die Blätter und Blüthen über den Wasserspiegel treten. Sie besitzt zweierlei resp. dreierlei Wurzeln. Normale fadenförmige, verzweigte[2]) bis 40 Centim. lange Wurzeln, die in den Boden eindringen können Von diesen zu den Schwimm-Wurzeln wird der Uebergang gemacht durch Wurzeln, die zwar ebenfalls, wie die vorigen verzweigt sind, deren Achse aber nicht dünn, sondern angeschwollen schwammig ist. Diese Wurzeln (aa und bb Fig. 92) flottiren oder sind festgewurzelt. Alle Wurzeln stehen an den Knoten der Sprosse, theilweise in den Blattachseln. Hier finden sich auch die Schwimmwurzeln, in zwei wenig verschiedenen Modificationen. Die auf dem Rhizom stehenden erheben sich vom Grunde des Wassers aufrecht in einer Länge von 10—14 Centim.; ihre Länge wechselt nach der Tiefe des Wassers, dessen Oberfläche sie zu erreichen suchen (Fig. 92, dd). Es sind cylindrische, oben zugespitzte Körper, deren Rindengewebe grosse Intercellularräume enthält, so dass dies Gewebe eine schwammige Textur erhält. Die Wurzelhaube ist bei jungen Wurzeln noch vorhanden, aber wenig entwickelt, und die Vermuthung liegt nahe, dass sie bei älteren Schwimm-Wurzeln, die ein begrenztes

---

[1]) CH. MARTINS, Mémoire sur les racines aérifères ou vessies natatoires des espèces aquatiques du genre *Jussiaea*. (mém. de l'acad. des sciens. de Montpellier tom. VI. pag. 353, 1866.)

[2]) Die unverzweigten, welche MARTINS als besondere Kategorie aufzählt, sind doch wohl nur Jugendzustände von verzweigten.

Wachsthum besitzen, verschwindet. Von diesen Schwimmwurzeln nur wenig verschieden sind die an den Knoten der flottirenden Zweige vorkommenden. Selten sind diese Schwimmwurzeln, verzweigt und gelegentlich bilden sich auch Nebenwurzeln der gewöhnlichen Wurzeln als Schwimmwurzeln aus.



(B. 418.) **Fig. 92.**

Habitusbild (verkleinert) von *Jussiaea repens* nach MARTINS, a unverzweigte, b verzweigte gewöhnliche Wurzeln, c etwas angeschwollene Wurzeln, d und v Schwimmwurzeln.

Die Funktion dieser letzteren besteht offenbar wie die der Blasen von

Utricularia,[1] der schwammig angeschwollenen Blattstiele von *Pontederia crassipes* u. a. darin, mittelst ihres Luftgehaltes der Pflanze als Schwimmmittel zu dienen, welche in dem besprochenen Falle wahrscheinlich auch hauptsächlich der nicht festgewurzelten Pflanze es ermöglichen, ihre Blatt- und Blüthensprosse über das Wasser zu erheben. Wächst die *Jussiaea* im Trocknen so werden keine Schwimmwurzeln gebildet.

3. Dorn-Wurzeln. Wie Blätter und Sprossen so können auch Wurzeln zu Dornen umgebildet werden. Beispiele dafür sind für Monokotylen und Dikotylen bekannt.

Unter ersteren seien genannt die Palmen *Acanthorhiza*[2] und *Iriartea*. Die erstere besitzt in der unteren Stammregion normale, in den Boden eindringende Wurzeln, in der oberen bilden sich schwächere, deren Wurzelhaube verloren geht, während die Zellmembranen mit Ausnahme der Siebröhren verholzen und die Zellen der äusseren Rinde sklerenchymatische Struktur annehmen. Bei *Iriartea* sind es Nebenwurzeln, die zu kleinen Stachelspitzen verdornen (vergl. Bd. I., pag. 663).

Von den Dikotylen ist nur ein hierhergehöriges Beispiel bekannt: das der merkwürdigen *Rubiacee Myrmecodia*, welche von TREUB[3] neuerdings eingehend untersucht worden ist. Die Dornen, welche auf der Aussenseite der Knolle und den schildförmigen Erhebungen des Stammes, welche die Blätter tragen, stehen, sind metamorphe Wurzeln, die ihre Wurzelhaube ebenfalls verlieren.

Ebenso kommen auch Wurzeln vor, die wie manche metamorphe Sprosse und Blätter als Ranken functioniren (*Cirrhus radicalis* MOHL). MOHL[4] hat derartige Wurzeln für einige Lycopodiaceen, und namentlich für *Vanilla aromatica* beschrieben (a. a. O. pag. 49). Bei der Vanille entspringt auf jeder Seite des Blattes aus dem Stengel eine einfache oder ästige Luftwurzel, ähnlich den Wurzeln von *Cactus*, *Pothos*, *Caladium* u. a. Diese Wurzeln erreichen oft die Länge von einem Fusse und darüber, hängen gerade gegen die Erde herab, wenn der Zweig, aus dem sie entspringen, frei in die Luft hinaushängt, dringen, wenn er um einen Baumstamm geschlungen ist, in die Ritzen desselben ein und winden sich, wenn sie mit einer dünnen Stütze in Berührung kommen, als Ranke um dieselbe. TREUB[5] hat diese Angaben neuerdings bestätigt, und einige Melastomaceen hinzugefügt, die sich ähnlich verhalten, so *Medinilla radicans*, *Dissochaeta sp.* Bei der letzteren Pflanze scheinen die betreffenden Wurzeln nur als Ranken zu functioniren. Nach FRITZ MÜLLER[6] winden auch die abwärts wachsenden Luftwurzeln von *Philodendron*-Arten um dicke Bäume, und einige merkwürdige parasitische Loranthaceen[1]), *Strutanthus*- und *Phtirusa*-Arten, besitzen hakenförmig eingekrümmte »Greifwurzeln,« die, wenn sie auf einen Zweig treffen, sich um denselben wickeln und sich mit Haustorien (s. u.) an ihm befestigen.

---

[1] Dieselben sind ausserdem bekanntlich auch als Insektenfallen thätig. — Besonders auffallend sind auch die Schwimmorgane der Mimosee *Desmanthus natans:* Stamminternodien nehmen hier eine ähnliche schwammige Beschaffenheit an, wie bei *Jussiaea* die Wurzeln. Die letzteren sind bei *Desmanthus* nicht verändert, sie hängen frei ins Wasser herab. (Vergl. ROSANOFF, bot. Zeit. 1872.) — Kultivirt man *Pontederia* als Sumpfpflanze, so sind die Blattstiele viel weniger aufgetrieben.

[2] FRIEDRICH, Ueber eine Eigenthümlichkeit der Luftwurzeln von *Acanthorhiza aculeata*. cta horti Petropolitani. pars VII. 1881 (nur aus Ref. bekannt). Vergl. auch RUSSOW, über *andanus odoratissimus* in dessen vergl. Unters. pag. 53, 54.

[3] Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Vol. III. 1883. pag. 129. — Daselbst weitere Literatur.

[4] MOHL, Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen 1827. pag. 48 und 49.

[5] TREUB, a. a. O. pag. 177 ff.

[6] Citirt bei DARWIN, Kletterpflanzen. (Uebersetz.) pag. 144.

Eine weitere Kategorie metamorpher Wurzeln sind die zu Reservestoffbehältern umgestalteten, was sowohl bei Haupt- als Nebenwurzeln der Fall sein kann. Wie bei den Schwimmwurzeln findet eine eigenthümliche Ausbildung des Rindenparenchyms statt (in welchem Reservestoffe abgelagert werden) und in Verbindung mit dieser abnormen Entwicklung oft eigenthümliche Dickenwachsthumsvorgänge eintreten. Es gehören hierher eine Anzahl »Rüben,« so die von ***Daucus carota, Apium graveolens, Beta vulgaris*** u. a., während der Rettich eine Anschwellung des hypokotylen Stengelgliedes darstellt. Von knollenförmigen Wurzeln seien genannt die von ***Ranunculus Ficaria***, welche ihre Wurzelhaube, noch ehe sie ausgewachsen sind, verlieren und die unserer Erdorchideen.

Eine normal vor sich gehende Umbildung erleiden die Wurzeln der Gymnospermen und der dikotylen Holzpflanzen durch das sekundäre Dickenwachsthum ihrer älteren Partieen. Die charakteristische Struktur der Wurzel wird dadurch verwischt, und ihr anatomischer Bau dem des Stammes genähert, wenngleich kleinere Differenzen auch zwischen Wurzel- und Stammholz sich finden.

§ 4. **Entwicklungsperiode der Wurzeln.** — Zum Schluss der Erörterung über Wurzelentwicklung soll hier, so weit die vorliegenden Materialien[2]) es gestatten, die Frage beantwortet werden, wie sich die Entwicklungsperiode der Wurzeln zu den oberirdischen Pflanzentheilen verhält.

Es ist eine unschwer zu constatirende und leicht zu verstehende Thatsache, dass bei der Keimung der Samen die Entwicklung des Wurzelsystems der des Sprosses vorauseilt. Aehnlich ist es auch bei vielen Zwiebeln und Knollenpflanzen: bei ***Ranunculus Ficaria*** werden die Wurzeln für die im nächsten Frühjahr austreibenden Sprosse schon Ende Juni angelegt, an den Zwiebeln von ***Fritillaria imperialis*** treten sie im August zu Tage, während andere Zwiebeln ihre Wurzeln erst im Jahre des Austreibens selbst, aber vor den Blättern treiben.

Analoges gilt für die Bäume. Es lassen sich hier im Allgemeinen zwei Perioden der Wurzelbildung unterscheiden: die eine im Herbst, die andere im Frühjahr, vor dem Austreiben der Blätter. Beide sind durch winterlichen Stillstand getrennt, der hier aber nicht, wie bei den Sprossen als eine Ruheperiode, sondern nur als eine durch das Sinken der Temperatur veranlasste Hemmung zu betrachten ist: bei mildem Wetter findet auch im Winter offenbar Entwicklung und Wachsthum von Wurzeln statt. Bei *Tilia europaea* z. B. findet im August, September und Oktober eine fortwährende Ausbildung des Wurzelsystems statt, die eintretende Kälte unterbricht dieselbe; im December waren, entsprechend dem milden Winter wieder neue Wurzeln erschienen. Die Periode stärkste Wachsthums fiel in den April, vor dem Erscheinen der Blätter und Blüthe Selbstverständlich finden sich Differenzen bei den einzelnen Bäumen. Bei de Eiche z. B. findet im Frühjahr kein starkes Wurzelwachsthum statt, erst im Jur zeigen sich neue Wurzelfasern, und die Periode stärksten Wachsthums fällt i den Oktober.

---

[1]) EICHLER, Loranthaceae, Flora brasiliensis fasc. 4. pag. 10.

[2]) Besonders RESA, Ueber die Periode der Wurzelentwicklung. Leipzig 1871 (Dissert.).

Ein periodisches Absterben der Würzelchen (letzten Wurzelverzweigungen) ist bis jetzt nur für *Aesculus Hippocastanum* von Resa angegeben, findet sich aber vielleicht auch noch in andern Fällen.

Anhang zur Entwicklungsgeschichte der Vegetationsorgane.

Die Parasiten.[1]

Die Entwicklung des Vegetationskörpers sowohl, als der Blüthen der Parasiten und der mit ihnen in vieler Beziehung übereinstimmenden Humusbewohner oder Saprophyten ist in vielen Beziehungen eine so eigenthümliche, dass sie hier in ihren wichtigsten Zügen am besten gesondert zur Darstellung gelangt.

Es fehlt nicht an Uebergangsstufen von Pflanzen, die in ihren chlorophyllhaltigen Organen Kohlenstoff assimiliren und aus dem Boden anorganisches Nährmaterial aufnehmen, zu solchen, welche ihr gesammtes organisches Baumaterial lebenden Organismen als Schmarotzer entnehmen oder todtes organisches Material aufzunehmen im Stande sind. Es genüge, was die Parasiten betrifft, zu erinnern an die unten zu schildernden Rhinanthaceen, unter denen z. B. *Rhinanthus*, *Melampyrum* u. a. scheinbar selbständig lebende, mit normalen grünen Blättern und einem Wurzelsystem versehene Pflanzen sind, von denen sich aber bei näherer Untersuchung herausgestellt hat, dass sie mittelst kleiner Wurzelauswüchse auf den Wurzeln anderer Pflanzen schmarotzen. In demselben Verwandtschaftskreis dagegen ist eine andere Form, *Lathraea*, ein vollständiger Parasit, der keine Laubblätter mehr besitzt, und dessen Sprosse nur zum Zweck der Samenproduktion über die Erde treten. Ganz ähnliche Uebergangsformen finden wir auch bei den Saprophyten. Wir haben Grund zu der Annahme, die freilich zunächst nur ein Analogieschluss ist, dass unsere gewöhnlichen Erdorchideen *Orchis, Ophrys* etc. theilweise Humusbewohner sind, also organisches Material aus dem Boden aufzunehmen vermögen, auf welches sie aber ebensowenig wie die schmarotzenden *Rinanthus* etc. ganz angewiesen sind, da sie chlorophyllhaltige Laubblätter besitzen. Andere Orchideen dagegen sind vollständige Humusbewohner, wie *Neottia, Corallorhiza, Epipogon,* ihre schuppenförmigen Blätter enthalten kein, oder wie bei *Neottia* doch nur Spuren von Chlorophyll. Analoge Thatsachen liessen sich auch von anderen Verwandtschaftskreisen anführen. Hier genüge es hervorzuheben — was eine freilich selbstverständliche Folgerung ist — dass alle parasitischen und saprophytischen Pflanzen abstammen müssen von chlorophyllhaltigen, selbständig lebenden Organismen. Nur braucht die Abstammung natürlich keine direkte zu sein, da auch die zu Parasiten oder Saprophyten gewordenen Pflanzen ihrerseits den Ausgangspunkt zur Entwicklung differenter Formen bilden können.

Wir treffen demgemäss auch in verschiedenen Familien Parasiten und Saprophyten an, ebenso wie z. B. die Schling- und Rankenpflanzen auf verschiedene Familien vertheilt sind, und oft nur eine, oder einige wenige Pflanzen einer Familie dieser Kategorie angehören. So steht z. B. *Mutisia* unter den Compositen als Rankenpflanze isolirt, ähnlich wie die parasitisch lebende *Cassytha* unter den Laurineen. Einige Beispiele mögen die Vertheilung der Parasiten und Saprophyten unter die verschiedenen Verwandtschaftskreise erläutern.

---

[1] Wie in den früheren Abschnitten berücksichtigt die Darstellung auch hier vor Allem die Samenpflanzen und zieht die Thallophyten nur zum Vergleiche heran, eine vollständige Mittheilung alles Bekannten ist hier so wenig wie in den früheren Abschnitten beabsichtigt.

Für die Thallophyten genügt der Hinweis auf die grosse Abtheilung der Pilze, die ausschliesslich aus parasitischen und saprophytischen Formen gebildet wird und nicht selten kann auch ein und derselbe Pilz sowohl als Parasit wie als Saprophyt leben. Von Moosen und Gefässkryptogamen kennen wir keine Parasiten, von manchen derselben (von Moosen seien z. B. *Tetraphis* und *Splachnum*, von Gefässkryptogamen *Psilotum* genannt) ist es wohl wahrscheinlich, dass sie auch organische Stoffe aus dem Boden aufnehmen, allein positive Anhaltspunkte dafür fehlen und jedenfalls sind die genannten Formen im Stande, in ihren chlorophyllhaltigen Organen die Kohlensäure zu zersetzen.

Auch von den Gymnospermen ist kein hierhergehöriges Faktum bekannt, denn die Thatsache, dass, wie GÖPPERT nachgewiesen hat, die Wurzeln benachbart wachsender Tannen vielfach mit einander im Zusammenhang stehen und deshalb ein Tannenstumpf auf Kosten des ihm von benachbarten Bäumen zugeführten Nährmateriales überwallen kann, lässt sich nicht hierher ziehen. Unter den Monokotylen wurden oben schon die Orchideen als Humusbewohner genannt, ihnen entsprechen unter den Dikotylen die Pyrolaceen, unter denen auch die chlorophyllhaltigen Formen Humusbewohner zu sein scheinen, jedenfalls aber gilt dies von der chlorophyllhaltigen *Monotropa*. Von Schmarotzern seien genannt die Rhinanthaceen (s. o.), *Cuscuta* unter den Convolvulaceen, *Orobanche* unter den Gesneriaceen, *Cassytha* unter den Laurineen. Eine grössere Anzahl von mit einander verwandten Schmarotzerpflanzen bilden Gruppen »*incertae sedis*« so die Loranthaceen, Santalaceen, Balanophoreen, Rafflesieen, Hydnoreen.

Die Differenz zwischen der gewöhnlichen selbständigen und der parasitischen Lebensweise wird weniger auffallend erscheinen, wenn wir uns erinnern, dass auch die selbständig lebenden Pflanzen im Keimstadium auf Kosten der von der Mutterpflanze gelieferten Nährmaterialien leben, seien dieselben nun in den Cotyledonen oder im Endosperm aufgespeichert. Besonders im letzteren Falle wird die Analogie mit den Parasiten in einigen Fällen dann auffallend, wenn die Keimpflanze besondere Saugorgane, Haustorien, ausbildet, mittelst deren sie die im Endosperm aufgespeicherten Stoffe an sich zieht, ebenso wie die Parasiten mittelst solcher Saugorgane organische Baustoffe der Nährpflanze entnehmen. So ist bei den Palmen der Cotyledon als Saugorgan verwendet: er bleibt im Samen stecken und saugt, während der übrige Theil der Keimpflanze hervortritt, das Endosperm aus, er schwillt zu diesem Zwecke z. B. bei der Cocos-Nuss zu einem grossen, rübenförmigen Körper an. Wahrscheinlich ist auch die eigenthümliche schildchenförmige Bildung des Grasembryo's, das sogen. Scutellum, nichts anderes als der eigenthümlich ausgebildete Cotyledon. Jedenfalls ist das Scutellum ebenfalls ein Saugorgan, welches dem Embryo die Nährstoffe des Endosperm zuführt.

Haustorien anderer Art haben wir oben bei der Besprechung der Embryoentwicklung namentlich für die Embryonen der Orchideen kennen gelernt (pag. 173). Der sehr kleine Samen bildet dort kein Endosperm, der Embryo ist desshalb veranlasst, von weiterer Entfernung her Nährstoffe zu beziehen und bildet desshalb namentlich den Embryoträger zum Saugorgan um, der oft ähnlich wie ein Pilzfaden sich ausbreitet. Indem ich auf die oben gegebene Schilderung verweise, sei hier nur noch an die papillösen Haustorien des Embryoträgers der *Galium*-Arten erinnert.

Auch der Embryosack selbst bildet solche Haustorien zuweilen aus. Er verdrängt das von den Integumenten der Samenknospe umschlossene Gewebe mehr oder weniger vollständig und bildet zu diesem Zwecke oft blinddarmähnliche Aussackungen namentlich bei den Scrophularineen, Aussackungen, die ebenfalls nichts anderes sind als im Samenknospengewebe wuchernde Haustorien.

Auch die Embryonen der Archegoniaten leben entweder zeitlebens (wie bei den Moosen) oder wenigstens einige Zeit (wie bei den Gefässkryptogamen) und den Coniferen auf Kosten der geschlechtlichen Generation. Die Stoffüberführung aus derselben in den Embryo wird in manchen Fällen nicht durch besondere Organe vermittelt (z. B. *Riccia)*, in anderen bohrt sich der untere Theil des Embryo's als Saugorgan oft tief in das Gewebe des archegonientragenden Sprosses ein (z. B. *Sphagnum)* oder es bilden sich auch besondere Haustorien. So wachsen aus dem Basaltheil des Embryos der Anthoceroteen Schläuche (Haustorien) in das Gewebe der Mutterpflanze hinein, der gegenüber der Embryo also wie ein Schmarotzer sich verhält; bei den Farnen tritt das Saugorgan des Embryo's in Form eines Gewebekörpers auf, mittelst dessen der Embryo, auch wenn er den Archegoniumscheitel schon gesprengt hat, in dem Archegoniumbauchtheil noch festsitzt, das Haustorium wird hier als »Fuss« bezeichnet (Fig. 93), es findet sich in analoger Form auch noch bei einigen Gymnospermen-Embryonen. So bei *Welwitschia*, wo das Saugorgan eine Anschwellung des hypokotylen Gliedes darstellt.

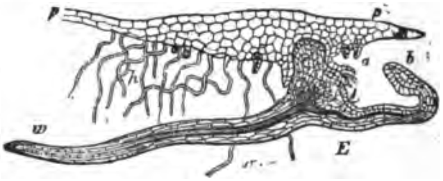


Fig. 93. (B. 414.)

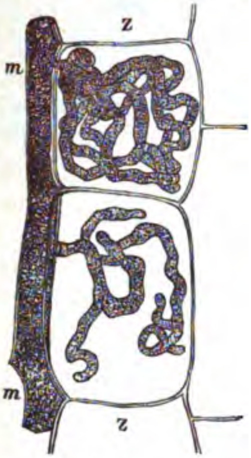
Embryo von *Adiantum Capillus Veneris*, welcher den Archegonienbauch durchbrochen hat, aber mittelst des Haustoriums (des »Fusses«) noch am Prothallium (p) festsitzt, w Wurzel, b erstes Blatt der Keimpflanze.

Die parasitischen Pilze, deren Mycelium direkt das Gewebe der Nährpflanze (resp. des befallenen Thierkörpers) durchwuchert, zeigen keine besonderen Haustorien. Dieselben treten auf an Mycelien, die auf der Oberfläche der Nährpflanze wachsen (wie bei den Erysipheen), oder in den Intercellularräumen derselben. Ein ausgezeichnetes Beispiel für den eben erwähnten Fall bieten die Peronosporeen[1]) (Fig, 94). Die denselben nahe verwandten, aber saprophytisch lebenden Saprolegnieen mögen hier desshalb genannt sein, weil sie zeigen, dass der Besitz der Haustorien nicht auf die Parasiten beschränkt ist. Sie wachsen besonders häufig auf todten, im Wasser liegenden Insekten, die sie in dichtem Rasen bedecken. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung geschieht durch Schwärmsporen. Die keimende auf ein geeignetes Substrat gelangte Schwärmspore treibt einen Keimschlauch, dessen eines Ende in das Substrat eindringt, und dort dünne Verzweigungen treibt, die als Wurzeln funktioniren. Das entgegengesetzte Ende des Keimschlauches wächst vom Substrat weg und verzweigt sich, an diesen Zweigen treten dann später die Fortpflanzungsorgane auf. Von den unteren derselben aber entspringen dünne Zweige, die ebenfalls in das Substrat eindringen (»Senker«) und der Nährstoffentnahme aus demselben dienen. Das ganze Gebilde verhält sich ähnlich wie ein Baum, der ausser seinem primären Wurzelsystem noch Luftwurzeln treibt, die von den Aesten herunter in die Erde wachsen. —

---

[1]) Vergl. die Darstellung und die Literaturangaben für diesen und den folgenden Fall in Goebel, Grundzüge der Systematik etc. pag. 101 ff.

Bei phanerogamen Saprophyten kommen derartige Haustorialgebilde nicht vor, wenn man nicht etwa die — gewöhnlich sehr spärlichen — Wurzeln derselben mit den genannten Organen in Parallele setzen will.



(B. 415.) Fig. 94.
Stück eines Mycel-Fadens von *Peronospora calotheca*, welcher in dem Gewebe von *Asperula odorata* schmarotzt. (Nach de Bary.) Das Mycel (m) wuchert in den Intercellularräumen und sendet durch die Zellmembranen hindurch Saugfortsätze in Form verzweigter Ketten Schläuche in die Zellen hinein.

Die vorstehende Erörterung ging aus von dem Satze, dass bei der Keimbildung vielfach Vorgänge auftreten, die den am Vegetationskörper der Parasiten stattfindenden entsprechen. Ehe auf die Untersuchung der letzteren eingegangen wird, ist hier nur das Verhältniss von Symbiose[1]) und Parasitismus zu erwähnen, denn in manchen Fällen ist es unentschieden, ob das Zusammenleben zweier Pflanzen als Symbiose, oder als Parasitismus, wobei also die eine Pflanze bezüglich ihrer Nährstoffaufnahme auf die andere angewiesen ist, zu beweisen. Es ist z. B. wahrscheinlich, dass die in Hohlräumen des Gewebes von *Gunnera* lebenden Nostoccolonien dem Gewebe Nährstoffe entziehen, und dasselbe findet auch in anderen Fällen vielleicht statt. Man findet Nostoc-Colonien z. B. regelmässig in dem Thallus von *Anthoceros*. Die beweglichen Fadenstücke (Hormogonien) des auf feuchter Erde überall verbreiteten Nostoc dringen in die Schleimspalten, die sich auf der Thallusunterseite von *Anthoceros* einfinden, und siedeln sich dort an. (Vergl. Bd. II, pag. 360.) Es ist dieser Fall hier desshalb anzuführen, weil die Einwanderung des *Nostoc* hier bestimmte Entwicklungsvorgänge in der Wirthspflanze hervorruft. Die Schleimhöhle wird grösser und ihre Wandseiten wachsen zu Schläuchen aus, die in die Gallertmasse, in welche die Nostoccolonie eingebettet ist, hineinwachsen. Es muss zweifelhaft bleiben, ob *Nostoc* hier nur ein »Raumparasit« ist, d. h. einen geschützten Raum zu seiner Entwicklung sucht oder ob er dem *Anthoceros*-Thallus Stoffe entzieht; auch wissen wir nicht, ob das Gewebe des letzteren nicht vielleicht der Nostoc-Gallerte Wasser entziehen kann; also von der Einwanderung der *Alge* unter Umständen Vortheil zieht. Analoges gilt für die a. a. O. ebenfalls erwähnte Lebermoosgattung *Blasia*, in deren »Blattohren« man fast regelmässig Nostoccolonien trifft. Die nicht inficirten Blattohren dagegen sterben früh ab — es ist also klar, dass *Nostoc* hier auf seine Wirthspflanze eine ganz bestimmte Einwirkung ausüben muss, deren Natur wir aber nicht kennen. Bei einer Chlorophycee, dem *Phyllosiphon Arisari*, welche in den Intercellularräumen des Blattes der Aroidee *Arisarum* lebt, ist dagegen der Parasitismus schon daraus zu entnehmen, dass sie die Blattzelle zum Absterben bringt. Es zeigt dies Beispiel, ebenso wie die oben angeführten Rhinanthaceen, dass auch grüne Pflanzen — die es eigentlich »nicht nöthig hätten« — schmarotzen.

Es ist nicht unsere Aufgabe die Erscheinungen der Symbiose hier darzustellen, da dieselben für die Organentwicklung wenig bieten. Es sind in den beiden oben angeführten Beispielen Organe, die sonst anderweitigen Zwecken dienen, welche durch das Eindringen von *Nostoc* verändert werden, bei *Anthoceros* Schleimspalten, bei *Blasia* die Blattohren, die im Wesentlichen ebenfalls Schleimorgane sind. Ob auch die eigenthümlichen Höhlungen in den Azollablättern[1]), in welchen man in den bisher untersuchten Fällen stets die Nostocacee *Anabaena* fand, ursprünglich bestimmten, derzeit unbekannten Funktionen dient oder nur zum Zwecke der Aufnahme von *Anabaena* gebildet wird, lässt sich derzeit nicht entscheiden.

---

[1]) Unter »Symbiose« wird das Zusammenleben zweier nicht derselben Art angehörigen Organismen verstanden. Vergl. namentlich de Bary, Die Erscheinung der Symbiose.

§ 1. Rückbildung der Organe von Parasiten und Saprophyten. —

1. Vegetationsorgane.

Bei Parasiten wie bei Humusbewohnern treten bestimmte Rückbildungserscheinungen auf, die sich einmal auf den Vegetationskörper und dann namentlich auf die Samenbildung beziehen.

Bei einer Pflanze, die ihre Baustoffe vollständig entweder als Parasit oder als Saprophyt bezieht, fällt die wichtigste Funktion der chlorophyllhaltigen Laubblätter, die bei den selbständig lebenden höheren Pflanzen vorzugsweise der Assimilation des Kohlenstoffs und der damit in Verbindung stehenden Transpiration dienen weg. Es sind dann auch bei typischen Parasiten und Saprophyten die Blätter zu kleinen Schuppen verkümmert, die nur als Schutzorgane für die Endknospe des Sprosses oder für die Blüthen dienen und demgemäss ist auch ihre Gewebegliederung eine viel einfachere als die der typischen Laubblätter. Die Schuppenblätter am Rhizom von *Epipogon* z. B. (einer saprophytischen Orchidee) bestehen (nach SCHACHT[2]) aus drei Zellschichten und besitzen weder Gefässbündel noch Spaltöffnungen und ebenso verhalten sich die kleinen Schuppenblätter der parasitischen *Cuscuta;* auch hier findet sich im Blatte keine Spur von einem Gefässbündel. Andere Parasiten und Saprophyten besitzen höher differenzirte Blätter, die Schuppenblätter von *Monotropa* z. B. haben reducirte Gefässbündel, die grünen Laubblätter der halb-parasitischen Rhinanthaceen aber besitzen den gewöhnlichen Bau. Der Reduction der Blätter entspricht natürlich auch eine Reduction in der anatomischen Ausbildung des Stammes, namentlich im Bau der Gefässbündel, die bei den meisten Parasiten und Saprophyten keine grosse Entwicklung erfahren.

Bezüglich der Bewurzelung verhalten sich Parasiten und Saprophyten verschieden. Bei den Parasiten kommen, in den genauer untersuchten Fällen im Boden wachsende Wurzeln, z. B. bei *Cuscuta* und *Orobanche* vor, bei beiden sind sie aber reducirt; sie besitzen keine Wurzelhaube; die nur kurze Zeit functionirende Wurzel von *Cuscuta* hat auch kein Gefässbündel, sondern statt desselben wird die Wurzel nur von einem Strange gestreckter Zellen durchzogen. Bei den meisten andern direkt auf ihrer Nährpflanze keimenden Parasiten, z. B. *Viscum,* sind die Wurzeln nur in metamorpher Form vorhanden, oft sin ddieselben so umgebildet, dass über die Natur derselben Ungewissheit herrscht. Der Beleg dafür wird unten bei Besprechung der Einzelentwicklung einiger Parasiten gegeben werden.

Von den Saprophyten sind einige ganz wurzellos wie *Epipogon*[3]) und *Corallorhiza*[4]), die Funktion der Wurzeln wird ersetzt durch Wurzelhaare *(sit venia verbo!),* die auf den unterirdischen Sprossen entspringen, bei *Corallorhiza* sind dieselben in Büschel vereinigt, bei *Epipogon* unregelmässig vertheilt. Es ist fast mit Sicherheit anzunehmen, dass die Pflanzen auch bei der Keimung keine Wurzeln entwickeln, also ebenso vollständig wurzellos sind, wie das oben (pag. 172) für einige Wasserpflanzen angegeben wurde. Andere saprophytische Orchideen dagegen, wie *Neottia*, besitzen Wurzeln, und dasselbe gilt für diejenigen Erdorchideen, die grüne Laubblätter besitzen. Bei *Monotropa*[1]) wird sogar der ganze Vegetationskörper durch das Wurzelsystem dargestellt, es besteht aus verzweigten, nach allen Richtungen in der Erde kriechenden Wurzeln. Endogen an denselben entstehen die Blüthensprosse, und zwar wie die Nebenwurzeln im Pericambium. Die Wurzelspitzen sind mit einer rasch sich entwickelnden Wurzelhaube versehen, die Sprosse an den Wurzeln entstehen, wie es scheint, im Allgemeinen in progressiver Reihenfolge. Während die Sprosse nach der Blüthezeit absterben, perennirt das Wurzelsystem, und lässt in der nächsten Vegetationsperiode wieder neue Blüthensprosse hervortreten. Die Keimung von *Monotropa* ist bis jetzt unbekannt, vielleicht verläuft dieselbe aber ähnlich wie die unten zu schildernde von *Orobanche*, einer Schmarotzerpflanze, bei welcher ebenfalls die Blüthensprosse endogen an einem Wurzelgebilde entstehen, während ein Keimspross gewöhnlich gar nicht zur Ausbildung gelangt. Biologisch verhält sich *Monotropa* ganz ähnlich wie z. B. die saprophytischen Hutpilze, bei denen der Vegetationskörper von dem, einem Wurzelsystem entsprechenden, im Substrate verborgenen Mycelium gebildet wird, an dem über den Boden tretende Fruchtkörper gebildet werden, und ganz ebenso verläuft auch die Entwicklung derjenigen Schmarotzer, deren Vegetationskörper ganz in ihrer Nährpflanze (»intramatrikal«) wuchert, wie der der Peronosporeen, Rafflesiaceen u. a.

---

[1]) Vergl. STRASBURGER, Ueber *Azolla,* Jena 1873. Die Höhlungen sind Einsenkungen der Blattoberfläche, ähnlich wie die Luftkammern des *Marchantia*-Thallus.

[2]) SCHACHT, Ueber die Fortpflanzung der deutschen Orchideen durch Knospen. Beitr. zur Anat. und Physiol. der Gewächse. pag. 115 ff.

[3]) Vergl. SCHACHT, a. a. O., pag. 123 ff. IRMISCH, Beitr. zur Morphol. u. Biol. der Orchid. pag. 50, 51.

[4]) IRMISCH, Beitr. zur Morphol. etc. pag. 58.

2. Blüthen- und Embryobildung.

Besonders charakteristisch für die Parasiten und Saprophyten ist ihre Samen- und Fruchtbildung. Wir finden meistens, dass kleine, aber sehr zahlreiche Samen gebildet werden, die einen sehr reducirten, auf einem frühen Entwicklungsstadium, vor der Bildung von Cotyledonen und Wurzel stehen gebliebenen Embryo enthalten. Es wird also bei der Bildung des einzelnen Samens an Material gespart, dagegen eine desto grössere Menge derselben producirt, eine Einrichtung, die bei den Parasiten, namentlich den an gewisse Nährpflanzen gebundenen, die Wahrscheinlichkeit des Auffindens einer solchen erhöht, für die sich aber bei saprophytischen Pflanzen, wie Orchideen oder *Monotropa*, schwerlich ein Grund wird angeben lassen. Es keimen die Samen derselben wie bekannt nur selten, möglich ist es also, dass ganz bestimmte Bedingungen vorhanden sein müssen, um die Keimung der Samen zu ermöglichen, ähnlich wie die *Orobanche*-Samen nur im Contakt mit einer Nährwurzel keimen. Die von einigen früheren Autoren gemachten Angaben, dass die Keimpflanzen der Orchideen anfangs parasitisch leben, scheint mir durchaus unwahrscheinlich, sie findet in den seither bekannt gewordenen Keimungsgeschichten keinen Anhaltspunkt. — Die chlorophyllbesitzenden Halbparasiten *(Viscum, Rhinanthus)*, dagegen besitzen wohlausgebildete

---

[1]) Schacht, Zur Entwicklungsgeschichte der *Monotropa Hypopitys* in Beitr. zur Anat. u. Phys. pag. 54—65. — Anatomische Details bei Kamienski, Die Vegetationsorgane der *Monotropa Hypopitys*. Bot. Zeit. 1881, pag. 457. Es wird von dem letztgenannten Autor angegeben, dass die Wurzelenden von *Monotropa* dicht umgeben seien von der Myceliumschicht eines Pilzes, der höchst wahrscheinlich bei der Nährstoffaufnahme des Saprophyten eine Rolle spielt, aber in das Gewebe desselben nicht eindringt. Im Rindengewebe saprophytischer Orchideen findet man auch regelmässig Pilze, die vielleicht eine ähnliche Rolle spielen.

Embryonen, in der Fruchtbildung dagegen zeigen die Loranthaceen, denen *Viscum* angehört, Eigenthümlichkeiten, welche bei vollständig parasitisch lebenden Pflanzen, wie den Balanophoreen, ihr Analogon finden, es werden aber bei den Loranthaceen (denen sich die Santalaceen ganz anschliessen) keine kleinen Samen, sondern relativ ansehnliche Früchte gebildet. — Die Erscheinungen der Blüthen- und Fruchtbildung der Parasiten und Saprophyten sind so merkwürdig, dass es geboten erscheint, dieselben an einigen Beispielen auszuführen.

I. Saprophyten. 1. Orchideen. Auch bei den mit Laubblättern versehenen Orchideen macht sich, wie schon bei der Besprechung der Embryobildung (pag. 174) hervorgehoben wurde, eine Reduction des Embryo's geltend, der ein ungegliederter, auf einem frühen Entwicklungsstadium stehen gebliebener Gewebekörper ist.[1]) Auch die Samenknospe, die im Uebrigen normal gebaut ist und zwei Integumente besitzt, zeigt insofern eine geringe Ausbildung, als sie sehr klein bleibt und der Nucellus nur aus einer axilen Zellreihe und einer dieselbe umhüllenden Zellschicht besteht.

2. Ganz ähnlich verhalten sich die Pyrolaceen, von denen die chlorophylllose *Monotropa* sicher, die mit Laubblättern versehenen *Pyrola*-Formen höchst wahrscheinlich Humusbewohner sind. Der Embryo von *Pyrola rotundifolia* bleibt nach HOFMEISTER[2]) acht- bis sechzehnzellig, der von *Monotropa* nach KOCH fünf- bis neunzellig. Die Samenknospen von *Pyrola* und *Monotropa* sind gleichgestaltet, klein und mit einem Integument versehen.

II. Parasiten. 1. Rhinanthaceen. Dass die chlorophyllführenden halbschmarotzenden Rhinanthaceen durch den Parasitismus keine Veränderung ihrer Organe erleiden, wurde oben schon hervorgehoben. Dem entspricht auch die ganz normale Samenbildung aus wohl entwickeltem Embryo, auch der Embryo von *Lathraea squamaria*[3]) ist zwar klein, aber vollständig ausgebildet: er besitzt ein Wurzelende und zwei Cotyledon-Anlagen, obwohl die Schuppenwurz ein chlorophyllloser Schmarotzer ist.

2. Bei den Orobanchen[4]) ist die Blüthe und Samenknospe normal gebaut, der Embryo (vergl. Fig. 24), ein ungegliederter, aber ganz nach Art anderer dikotyler Embryonen jugendlichen Entwicklungsstadiums aufgebauter Zellkörper.

3. Schon weiter geht die Reduction bei den Santalaceen.[5]) Es findet sich z. B. bei *Thesium* in der Blüthe eine freie Centralplacenta, welche drei nackte, integumentlose Samenknospen trägt, der Embryo dagegen ist hier normal ausgebildet, und besitzt also die Anlage einer Wurzel und zweier Cotyledonen.[6]) Es entwickelt sich von den drei Samenknospen nur eine weiter. Angaben über die Fruchtentwicklung sind mir nicht bekannt, sie dürfte einige Analogie mit den unten zu besprechenden Verhältnissen bei den Loranthaceen bieten. Nach dem Reifestadium zu urtheilen, verdrängt der Samen die Placenta, resp. er drängt sie

---

[1]) Es ist diese Reduction des Embryo's aus Analogiegründen mit ein Anhaltspunkt dafür, dass die Orchideen theilweise als Humusbewohner leben, wofür auch die geringe Ausbildung des Wurzelsystems spricht.

[2]) Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerog. Abh. der Sächs. Ges. d. Wiss. VI. Bd. 1859, pag. 634.

[3]) SOLMS, de Lathraeae generis positione systematica, Dissert. Berlin 1865, pag. 18.

[4]) KOCH, Ueber die Entwicklung des Samens von *Orobanche*, PRINGSH. Jahrb. Bd. XI.

[5]) HOFMEISTER, a. a. O., pag. 563.

[6]) Abbildung eines Fruchtlängsschnittes z. B. LE MAOUT et DECAISNE, traité gén. de bot. descr., pag. 485.

und die nicht zur Entwicklung gelangenden Samenknospen zur Seite, füllt die Fruchthöhle aus und verwächst wahrscheinlich mit der Innenwand des Fruchtknotens. Jedenfalls wird die Umhüllung des Samens, da eine Samenschale hier nicht vorhanden ist, von der Fruchtknotenwand übernommen. Und denselben Process sehen wir auch bei den Loranthaceen und Balanophoreen vor sich gehen. Der Embryo von *Thesium* ist normal ausgebildet.

4. Die Bildung der weiblichen Blüthen[1]) einiger Loranthaceen ist, nach den Schilderungen von Treub oben schon besprochen worden (pag. 327). Die Verhältnisse sind ganz ähnlich wie bei den Santalaceen: eine freie Centralplacenta mit nackten, reducirten Samenknospen. So z. B. bei *Loranthus sphaerocarpus*, wo die Centralplacenta aber so früh schon mit der Fruchtknoten-Innenwand verwächst, dass die Embryosäcke dann scheinbar einem den Fruchtknoten erfüllenden Gewebe eingebettet sind. Viel weiter noch geht die Reduction bei dem oben ebenfalls angeführten *Viscum articulatum:* Samenknospen werden hier gar nicht mehr ausgebildet, sondern auf dem Grunde des Fruchtknotens werden einige plasmareiche, nebeneinander liegende oder durch Parenchymzellen getrennte plasmareiche Zellen zu Embryosackmutterzellen. Wie die Vergleichung mit *Loranthus sphaerocarpus* nahelegt, ist das letztere Verhalten als aus dem ersten hervorgegangen zu betrachten: Placenta und Samenknospe sind aber gar nicht mehr zur Ausbildung gelangt.

Der Embryo der Loranthaceen dagegen ist wie der der Santalaceen vollständig ausgebildet.

5. Bei den Balanophoreen[2]) findet sich die Reduction des Embryo's und der Samenknospe vereinigt, der erstere ist also ein ungegliederter Zellkörper, die Samenknospe ist ohne Integumente. Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Loranthus sphaerocarpus* treffen wir z. B. bei *Scybalium fungiforme*: eine Centralplacenta mit zwei nackten Samenknospen verwächst mit der Innenfläche der Fruchtknotenhöhle; die Fruchtknotenwand ist dreischichtig, die mittlere Schicht bildet sich zur Fruchtschale aus. Hier wie bei den Loranthaceen fallen Frucht und Samen also eigentlich zusammen. Aehnlich verhält sich *Lophophytum mirabile*, wo Eichler (Taf. 14 a. a. O.) auch die (für *Scybalium* fehlende, aber, wie kaum zu bezweifeln ist, ganz ähnlich verlaufende) Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüthen verfolgen konnte. Bei *Helosis* findet sich nach den übereinstimmenden Angaben Eichler's und Hofmeisters eine aus der Blüthenachsenspitze hervorgehende integumentlose Samenknospe, die bei der Reife die Fruchtknotenhöhle ganz ausfüllt, und von einer durch die zweite Zellschicht (von aussen) der Fruchtknotenwand gelieferte Schale umhüllt wird. Aehnlich sind offenbar auch die Verhältnisse bei *Langsdorffia*, nur dass hier, wie es scheint, die Samenknospe sehr früh schon mit der Innenfläche der Fruchtknotenwand verwächst. Bei

---

[1]) Auch die männlichen Blüthen besitzen bei *Viscum* einen eigenthümlichen Bau. Die Pollensäcke befinden sich hier nicht auf besondern Staubblättern, sondern sind den Perigonblättern eingesenkt, da bei nahe verwandten Gattungen (*Eremolepis, Phoradendron* etc.) ausgebildete, nur am Grunde mit den Perigonblättern verwachsene Staubblätter vorhanden sind, so nimmt die vergleichende Morphologie auch bei *Viscum* eine innige Verwachsung von Staub- und Perigonblatt an. Vergl. Eichler, Blüthendiagr. II. 554.

[2]) Hofmeister a. a. O., Eichler, Balanophoreae in Flora brasiliensis fasc. XLVII. Daselbst weitere Literatur, vergl. auch Blüthendiagramme, II. pag. 543. Die Blüthen sind bei der grossen Mehrzahl diklin, die männlichen gewöhnlich mit einem dreiblättrigen Perigon und 2—3 den Abschnitten desselben superponirten, normal gebauten Staubblättern versehen.

Balanophora ist die wenigzellige Samenknospe nach HOFMEISTER wandständig, sie geht aus **einer** Zelle hervor. Der Fruchtknoten hat hier eine auffallende habituelle Aehnlichkeit mit einem Archegonium, ob er, wie bei den übrigen genauer bekannten Balanophoreen aus zwei Fruchtblättern gebildet wird, bleibe dahingestellt. Der Embryo der genannten Balanophoreen besteht aus einem kleinen, ungegliederten Zellkörper mit kurzem Embryoträger. Er ist in das Endosperm eingebettet; wie er sich bei der Keimung entwickelt, ist auch hier nicht bekannt. Bei *Cynomorium* hat die Samenknospe ein dickes Integument, auch der Embryo erreicht, wie es scheint, eine höhere Ausbildung, als in den genannten Fällen.

6. Auch bei den Rafflesiaceen[1]) ist die Samenknospe mit **einem**, bei *Pilostyles* sogar mit zwei Integumenten versehen. Der Embryo ist ein, meist wenigzelliger, einem kurzen Embryoträger aufsitzender Zellkörper.

7. Von den Hydnoreen mag hier ebenfalls nur die Gestaltung der Samenknopse kurz erwähnt sein. Bei *Hydnora Johannis* und *H. africana* ist die Samenknospe atrop und mit einem dicken

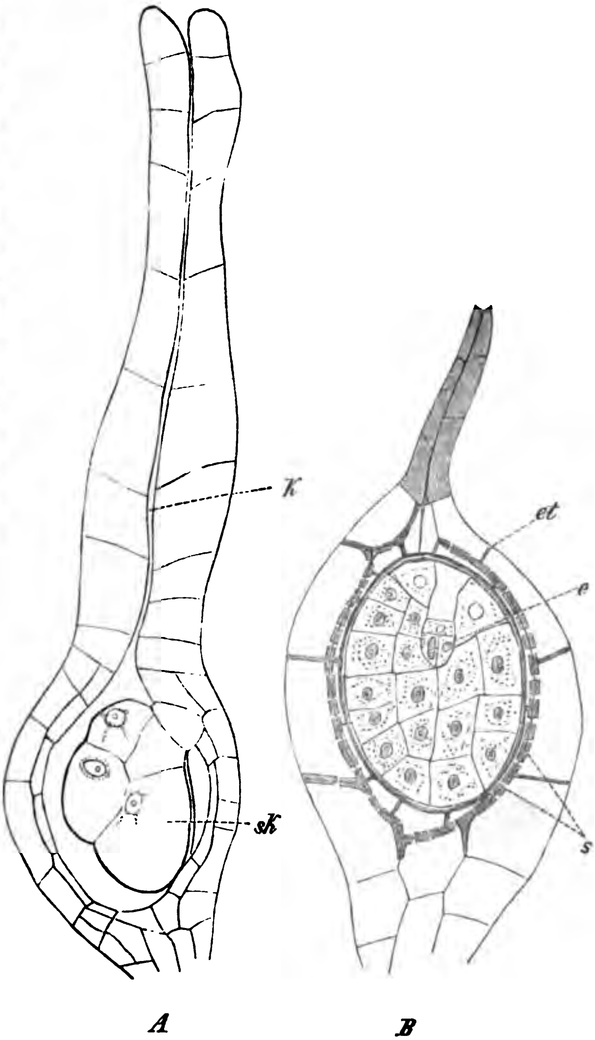


Fig. 95. (B. 416.)

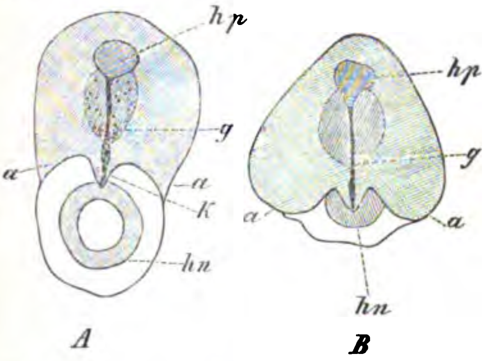
(Nach HOFMEISTER.) A Längsdurchschnitt eines jungen Fruchtknotens von *Balanophora involucrata* mit wenigzelliger, wandständiger Samenknospe (sk) k Griffelkanal. B Reifer Fruchtknoten von *Balanophora dioïca* im axilen Längsschnitt e der am Embryoträger (et) hängende Embryo, er ist im Endosperm eingebettet. Der dasselbe einschliessende Embryosack hat das wenig umfangreiche Gewebe der Samenknospe verdrängt und füllt die Fruchtknotenhöhle aus; die Zellen der Fruchtknotenwand (namentlich die inneren) gestalten sich durch Verdickung ihrer Wände — die aber keine gleichmässige ist — zur Fruchtschale s. Oben der zu Grunde gegangene Griffelkanal.

---

[1]) SOLMS-LAUBACH, Ueber den Bau der Samen in den Familien der *Rafflesiaceae* und *Hydnoraceae*. Bot. Zeit. 1874. Die Blüthenbildung der Rafflesiaceen kann hier nicht in Kürze erörtert werden. Die Angabe, dass bei *Brugmansia* die Samenknospen in Intercellularräumen des anfangs soliden Fruchtknotens auftreten (SOLMS, Bot. Zeit. 1876, pag. 481 ff.) scheint mir noch weiterer Prüfung bedürftig.

Integumente versehen. Bei *Prosopanche Burmeisteri*[1]) dagegen sind die Samenknospen von den Placenten nicht differenzirt. Die Placenten haben die Form von Platten, die in den Innenraum des Fruchtknotens vorspringen. Mit blossem Auge erscheinen dieselben mit etwas erhabenen weissen Punkten dicht besetzt, diese Punkte sind die Stellen, an denen sich die Samenknospen befinden. Man findet auf einem Durchschnitt durch dieselben dem Placentengewebe eingesenkt, einen Embryosack, der umgeben ist an seiner Spitze von einer einfachen, weiter unten von mehreren Zellagen, ausgezeichnet durch dichten Inhalt und grosse Zellkerne. Wie dieses ganze Gebilde aufzufassen ist, muss zunächst zweifelhaft bleiben, am wahrscheinlichsten aber erscheint es mir, dass nicht ein der Placenta eingesenkter Embryosack die Samenknospe darstellt, sondern dass frühe schon die nackte Samenknospe vom Placentagewebe umwallt wird und innig mit demselben verwächst.

§ 2. Organentwicklung der Parasiten. — 1. Einen einfachen Fall von Parasitismus zeigen die (— ob alle? —) Rhinanthaceen, wo er von Decaisne entdeckt wurde[2]). Es ist eine bekannte Erfahrung, dass Topf-Aussaaten von *Pedicularis-*, *Euphrasia-* und *Rhinanthus*-Arten bald zu Grunde gehen, wenn nicht andere Pflanzen sich in demselben Topfe befinden. Ebenso sterben vom Freien in den Garten verpflanzte Exemplare gewöhnlich rasch ab. Untersucht man das Wurzelsystem näher, so zeigt sich, dass die Wurzeln an Wurzeln anderer Pflanzen festhängen und zwar mittelst besonderer Haftorgane, der Haustorien. Ein und dasselbe *Rhinanthus*-Exemplar kann Wurzeln verschiedener Pflanzen, von Monokotylen wie von Dikotylen befallen. Macht man durch den Anheftungspunkt einen Durchschnitt, so zeigt sich, dass das Haustorium aus zwei Theilen besteht (Fig. 96 A u. B): einer Anheftungsfläche, welche die Nährwurzel umfasst, und derselben dicht aufliegt, ähnlich wie der Sattel dem Pferde, und einem Saugfortsatz, dem Haustorialkern, der in das Gewebe der Nährwurzel eindringt. Bei Dikotylenwurzeln wächst er durch die primäre und sekundäre Rinde bis zum Holz, bei monokotylen spaltet er die Endodermis des axilen Gefässstranges und dringt in denselben ein. Die Anatomie des Haustoriums ist in der citirten Ab-



(B. 417.) Fig. 96.

Rhinanthus minor nach Solms-Laubach. A Querschnitt durch eine Dikotylenwurzel, welcher das im Längsschnitt getroffene Haustorium von *Rhinanthus* oben aufsitzt. Das Haustorium ist schraffirt, hn Holzkörper der Nährwurzel, hp Holzkörper der Wurzel des Parasiten, a Ansatzfläche des Haustoriums, k Saugfortsatz desselben, g Gefässstrang. B Querschnitt durch eine Monokotylenwurzel mit aufsitzendem Haustorium. Der Saugfortsatz des letzteren ist tief in den Gefässstrang der Nährwurzel eingedrungen.

---

[1]) de Bary, *Prosopanche Burmeisteri*, eine neue Hydnoree aus Süd-Amerika. Abhandl. der naturforsch. Ges. zu Halle. Bd. X.

[2]) Decaisne, Sur le parasitisme des Rhinanthacées (Ann. d. scienc. nat. Bot. Sec. t. VIII. — Kunze giebt an (Bot. Zeit. 1848), dass *Pedicularis comosa* und *P. sudetica* im Leipziger Garten ohne Nährpflanzen aus Samen erzogen wurden. Das beweist natürlich noch keineswegs, dass sie nicht ebenfalls die Fähigkeit haben, zu schmarotzen. Man kann die insektenfressende *Drosera* ja auch ohne Fleischnahrung kultiviren, trotzdem die letztere in der Natur regelmässig stattfindet.

handlung von Solms-Laubach mit grösster Ausführlichkeit geschildert; hier sei davon nur soviel erwähnt, dass die Mittelregion des Haustoriums (incl. des Saugfortsatzes) durchzogen wird von einem Gefässstrang, der sich einerseits an den Gefässkörper der betreffenden Rhinanthaceenwurzel, andererseits an den der Nährwurzel anlegt. Es ist klar, dass vermittelst dieser Haustorien die *Rhinanthus*-Wurzeln schmarotzen, und dass sie ihren Nährpflanzen nachtheilig werden, ergiebt sich schon aus dem kümmerlichen Gedeihen derselben im Umkreis einer grösseren Anzahl *Rhinanthus*, *Pedicularis*-Arten etc.

Die Entwicklung dieser Haustorien ist nur für eine chlorophylllose Rhinanthaceenform, die *Lathraea squamaria* einigermaassen bekannt[1]). Die mit eigenthümlich gebauten Schuppen versehenen nichtblühenden Sprosse sind hier im Boden verborgen, nur die Inflorescenzen treten hervor. Die Sprosse sind mit Wurzeln versehen', und an diesen bilden sich die Haustorien, welche in die Wurzeln von Waldbäumen, namentlich des Haselstrauches eindringen. Das erste Anzeichen für die Bildung eines Haustoriums ist die Produktion eines dichten Haarknäuels an einer Stelle der*Lathraea*-Wurzel. Wie Krause vermuthet, entstehen die Haare in Folge eines Reizes, den eine fremde Wurzel an der Berührungsstelle mit einer *Lathraea*-Wurzel auf dieselbe ausübt, und sie dienen wahrscheinlich dazu, die *Lathraea*-Wurzel provisorisch an die Nährwurzel anzuheften. Das Haustorium entsteht nach dem genannten Autor exogen, als Emergenz des Rindenparenchyms, es legt sich der Nährwurzel an und durchbricht die Rindenschichten derselben. Die Gefässe im Haustorium werden erst gebildet, nachdem dasselbe fast seine normale Grösse erreicht hat, und dann gehen auch die oben erwähnten, wahrscheinlich provisorische Anheftungsorgane vorstellenden, Haare zu Grunde.

2. Es stimmt der eben angegebene, weiterer Untersuchung noch bedürftige Entwicklungsgang des Haustoriums überein mit dem von Solms früher für die *Thesium*-Haustorien geschilderten. Die *Thesium*-Arten verhalten sich ganz wie die genannten Rhinanthaceen, auch sie besitzen ein Wurzelsystem, welches theilweise vermittelst Haustorien auf anderen Wurzeln schmarotzt. Auch hier entsteht das Haustorium nach Art einer Emergenz, also exogen, trifft es eine Nährwurzel, so heftet es sich derselben an, erfolgt keine Befestigung, so wird die Anlage durch interkalares Wachsthum zu einem kurzen, hakig gekrümmten Körper mit axilem Gefässbündel, der, wenn er keine Wurzel erreicht, verkümmert. Obwohl wir nach dem in dem Abschnitt über Wurzelentwicklung Angeführten auch exogen entstehende Wurzeln kennen, sind die Haustorien der Rhinanthaceen und der genannten Santalacee *(Thesium)* doch nicht als metamorphe Wurzeln zu betrachten, da es doch auffällig wäre, dass sie so ganz anders entstehen, als die normalen Nebenwurzeln der betreffenden Pflanzen.

Die Rhinanthaceen bieten ein Beispiel dafür, dass innerhalb ein und derselben natürlichen Familie ein verschiedener Grad von Parasitismus vorkommt. *Rhinanthus*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Bartsia* u. a. sind nur theilweise Schmarotzer, sie besitzen grüne Laubsprosse, die also die Fähigkeit haben, die atmosphärische Kohlensäure zu assimiliren; zu gleicher Zeit schmarotzen sie aber vermittelst der wurzelständigen Haustorien auf anderen Pflanzen. *Lathraea* dagegen ist chlorophyllos, muss also ihren gesammten Bedarf an organischen Baustoffen ihren

---

[1]) H. Krause, Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Lathraea squamaria*, L. — Dissertation, Breslau 1879. Vergl. Solms-Laubach, de Lathraeae generis positione systematica, Dissert. Berlin 1865.

Nährpflanzen entnehmen. Die Keimung der chlorophyllhaltigen Rhinanthaceen erfolgt offenbar (wie die von *Thesium*[1]) ganz wie die anderer chlorophyllhaltiger Pflanzen, nur dass an den Wurzeln bald Haustorien auftreten. Der Chlorophyllgehalt scheint allerdings bei *Rhinanthus* und den *Thesium*-Arten vielfach ein verminderter zu sein, da dieselben oft ein gelbliches Aussehen haben, es wäre das eine gewisse Annäherung an das Verhalten der chlorophylllosen *Lathraea*.

3. Viel weiter geht der Parasitismus einer Convolvulacee, der *Cuscuta*[2]): nur kurze Zeit ist der Keimling im Boden eingewurzelt, die ganze übrige Periode seines Lebens verbringt er auf oberirdischen Pflanzentheilen schmarotzend. Die Entwicklungsgeschichte dieser merkwürdigen und sehr eingehend untersuchten Pflanze soll im Folgenden von der Keimung ausgehend kurz dargestellt werden.

Der Embryo ist, wie oben schon erwähnt wurde, dadurch merkwürdig, dass das Wurzelende desselben keine Wurzelhaube hat, es fehlt sogar der ganze Periblemabschluss des Wurzelkörpers. Auch Cotyledonen sind keine vorhanden, oder doch nur andeutungsweise. Es tritt bei der Keimung wie gewöhnlich, zunächst das Wurzelende des Embryos aus der Samenschale hervor, und dringt in den Boden ein. Die Wurzel lebt aber nur kurze Zeit, da sie nur den Zweck hat, den fadenförmigen Keimling vorläufig im Boden zu fixiren, und Wasser aus demselben herbeizuschaffen. Das Stämmchen nutirt, wenn es auf eine lebende Pflanze gelangt, umschlingt es dieselbe. Es findet hiebei das höchst merkwürdige schon von MOHL constatirte und von KOCH bestätigte Verhalten statt, dass *Cuscuta* im Keimstadium todte Stützen (sowohl aus organischem als aus anorganischem Material) nicht umschlingt, eine Eigenthümlichkeit, die wie kaum hervorgehoben zu werden braucht, bei nicht-parasitischen Schling- und Rankenpflanzen sich nicht findet, die aber dem chlorophylllosen *Cuscuta*-Keimling jedenfalls von Vortheil ist, da er beim Umschlingen einer todten Stütze eben so zu Grunde gehen würde, als wenn er eine Stütze überhaupt nicht erreicht hätte. Dagegen findet auf einem späteren Stadium, wenn *Cuscuta* schon lebende Pflanzen befallen hat, unter Umständen auch ein Umschlingen todter Stützen statt. Die Art, wie *Cuscuta* eine Nährpflanze umschlingt, stimmt weder mit dem Schlingen der Schling- noch mit dem der Rankenpflanzen ganz überein. Sie windet (im Gegensatz zu den Schlingpflanzen), auch um horizontale und nach abwärts geneigte Stützen, und windet um dieselbe abwechselnd in engen und losen Windungen. An den ersteren treten die Haustorien auf, mittelst deren die *Cuscuta* auf den Nährpflanzen schmarotzt, und zwar giebt ein auf die Stammtheile des Parasiten ausgeübter Reiz den Anlass zur Entstehung dieser Saugorgane, wie KOCH im Anschluss an MOHL näher dargelegt hat. *Cuscuta*-Keimlinge z. B., die keine Stütze erreichen, bilden auch nie Haustorien, und die letzteren treten immer nur auf der Innenseite der Windungen, also im Contakt mit der Nährpflanze auf[3]).

An dem Haustorium sind, wie bei den Rhinanthaceen zu unterscheiden, der eigentliche, in die Nährpflanze eindringende Haustorialkern oder der Saugfortsatz und die Ansatzfläche. Die Entwicklung derselben ergiebt sich aus Fig. 97 A und B, welche *Cuscuta Epilinum* entnommen sind. Es finden sich am Stengel der Cuscutapflanze hier vier Rinden-Zellschichten. Die Ansatzfläche wird durch

---

1) Vergl. über die Keimung von *Thesium* IRMISCH, Flora 1853, pag. 521.

2) MOHL, Ueber den Bau und das Winden der Ranken und Schlingpflanzen. Tübingen 1827; KOCH, die Klee- und Flachsseide. Heidelberg 1880. Daselbst weitere Lit.

3) Betreffs der »sterilen Haustorien« vergl. KOCH, a. a. O. pag. 54.

die Epidermis und die unter ihr liegende erste Rindenlage, deren Zellen wachsen und sich periklin theilen, gebildet. Der Haustorialkern bildet sich namentlich aus Zellen der zweiten, aber auch tieferen Rindenlagen. An seiner Spitze stehen langgestreckte »Initialen« (g in Fig. 97), dieselben wachsen gegen die Nährpflanze hin, durchbrechen die Ansatzfläche und die Epidermis des Nährstengels und gelangen so in das Gewebe des letzteren. Dort zeigt das Haustorium ein sehr merkwürdiges Verhalten: Sobald der Haustorialkern in die Rinde der Nährpflanze eingedrungen ist, beginnen die »Initialen« desselben ein selbständiges Wachsthum, sie wachsen zu Schläuchen aus, die wie ein Pilzmycel das Gewebe der Nährpflanze nach allen Richtungen durchwuchern. Im Centrum des Haustorialkerns beginnt nach einiger Zeit Gefäss- oder vielmehr Tracheidenbildung, es bildet sich ein den Haustorialkern durchziehender Tracheidenstrang, der sich an das Gefässbündel des Cuscutastämmchens ansetzt.

Was die »morphologische Bedeutung« des Cuscutahaustoriums betrifft, so ist dieselbe nicht leicht festzustellen. Es kann sich aber wohl nur um die Frage handeln, ob man die Haustorien als Organe *sui generis*[1]) oder als stark metamorphe Wurzeln betrachten soll. KOCH meint (a. a. O. pag. 52), ihrem Bau, wie ihrer Anlage nach stimmen sie mit den Wurzeln nicht im Entferntesten überein. Dass aber bei der Haustorienbildung mehrere Zellschichten betheiligt sind, kann insofern nicht sehr schwer ins Gewicht fallen, als auch bei der Wurzelbildung nach dem Obigen (pag. 352) sich häufig zwei, gelegentlich wohl auch mehr Zellschichten betheiligen Wie die sterilen Haustorien zeigen, lassen sich die »Initialen« des Haustorialkernes auch als Plerominitialen desselben auffassen, die nur unter gewöhnlichen Umständen das Periblem etc. durchbrechen. Dass keine Wurzelhaube gebildet wird, kann ja schon aus Analogie mit der Keimwurzel nicht befremden. Ich meine also, dass das Cuscutahaustorium als eine metamorphe Nebenwurzel betrachtet werden kann, obwohl zwingende Gründe für eine solche Anschauung sich nicht anführen lassen, es sei hier aber noch an die *Neottia*-Adventivwurzeln erinnert, die ebenfalls nicht unter, sondern inmitten des Rindengewebes und wahrscheinlich aus mehreren Zellschichten sich bilden. —

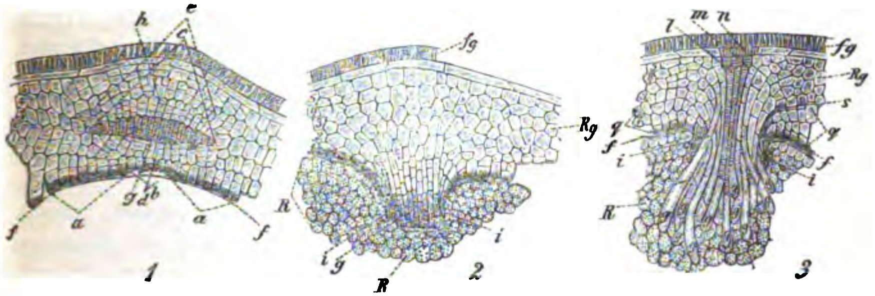


Fig. 97. (B. 418.)

Entwicklung des Haustoriums von *Cuscuta Epilinum* (nach KOCH), auf Längsschnitten durch das Haustorium (Querschnitten durch die Nährpflanze — Flachs — von deren Gewebe nur bei 2 und 3 ein Stück gezeichnet ist). Von dem Gefässbündel des Cuscutasprosses ist je nur das äusserste Gefäss (oben) gezeichnet. a Aussenfläche des Haustoriums, c und e die Rindenzellen, aus denen der Haustorialkern hervorgeht, g die Initialen desselben, welche in der Fig. 3 zu Schläuchen ausgewachsen sind. Die mit d bezeichnete Rindenschicht wird vom Haustorialkern durchbrochen. Rg in Fig. 2 Rindengewebe der *Cuscuta,* R Rinde der Nährpflanze. Bei i in Fig. 2 in den Flachsstengel eingedrückte Reste der Epidermis und Rindenlage der *Cuscuta,* l, m, n Tracheiden des Haustorialkerns.

---

[1]) Wenn man sie den »Emergenzen« zurechnete, so wäre das nach dem Obigen aber nur eine Subsummirung unter eine rein entwicklungsgeschichtliche, sehr verschiedenartige Organe umfassende Kategorie, die eben deshalb nur sehr geringe Bedeutung hat.

Der einzelne, selbständig wuchernde Haustorialfaden geht unter Vereinigung seiner Zellmembran mit derjenigen einer Zelle der Nährpflanze durch dieselbe hindurch, ohne sie zunächst zu tödten. Erst wenn die Entwicklung der Schmarotzerpflanze bis zu einem gewissen Grade gesteigert ist, treten pathologische Erscheinungen in der Nährpflanze auf. Stark verdickte, verholzte und lufterfüllte Zellen der letzteren werden von den Haustorialfäden übrigens gewöhnlich umgangen, die Bastfasern z. B. werden nicht durchbohrt, sondern aus dem Gewebeverband isolirt. Bei sehr saftreichen Pflanzen beobachtete SCHACHT knollenartige Anschwellungen an den von Parasiten befallenen Pflanzen, so bei einigen *Malva-* und *Solanum*-Arten. Erwähnt sei noch, dass aus jedem abgerissenen Cuscutasprossstück (wenn es nicht zu klein ist) ein neuer Infektionsheerd auf einer Nährpflanze sich entwickeln kann. Die Sprossbildung ist eine sehr reichliche, auch endogene Adventivsprosse finden sich bei einigen Arten, dieselben werden in der Nähe der Haustorien gebildet. —

Die anatomische Gliederung ist eine sehr einfache: In den zu kleinen Schuppen verkümmerten Blättern findet man keine Andeutung von der Differenzirung eines Gefässbündels. In der Keimwurzel (der einzigen zur Ausbildung gelangenden) entstehen, entsprechend ihrer ephemeren Existenz, weder Tracheiden noch Holzfasern, es findet sich nur ein aus gestreckten Zellen bestehender, die Wurzel durchziehender Strang. Auch Wurzelhaare besitzt sie nicht[1]. Auf den Bau des Stammes kann hier nicht näher eingegangen werden. Bemerkt sein mag nur, dass derselbe kein sekundäres Dickenwachsthum zeigt und vereinzelte Spaltöffnungen besitzt[2].

4. *Orobanche* besitzt, wie schon früher hervorgehoben wurde, einen ungegliederten Embryo (Fig. 24), die Entwicklung desselben bei der Keimung ist durch CASPARY[3] und neuerdings durch KOCH[4] sehr eingehend untersucht worden. Schon VAUCHER[4] hatte die merkwürdige Thatsache beobachtet, dass die *Orobanche*-Samen nur im Contact mit der Wurzel einer Nährpflanze keimen.[5] Diese Beobachtung wurde von KOCH bestätigt — die Samen können monatelang in feuchter Erde liegen, ohne ihre Keimfähigkeit einzubüssen, sie keimen wenn nachträglich eine Nährpflanze beigepflanzt wird. Aus dem ungegliederten Embryo, an welchem nur der Lage nach ein Stammende und ein Wurzelende unterschieden werden kann, entwickelt sich ein fadenförmiger Keimling, der eine durchschnittliche Länge von 1 Millim. erreicht, und selbstverständlich auf Kosten des Endosperms wächst. Das Wurzelende entwickelt auch bei der Keimung keine Wurzelhaube, trifft es gegen die Nährwurzel, so dringt es in dieselbe ein, dringt bis zum Gefässkörper der Nährwurzeln vor und bildet so das primäre

---

[1] Andeutungen davon scheinen aber zuweilen vorhanden zu sein. Vergl. KOCH a. a. O, Taf. VIII, Fig. 5.

[2] Ueber die, den Abbildungen nach im Habitus mit *Cuscuta* übereinstimmende Laurinee *Cassytha* vergl. POULSEN, Ueber den morphologischen Werth des Haustoriums von Cassytha und Cuscuta. Flora, 1877 pag. 507. Das Haustorium scheint mit dem von *Thesium* übereinzustimmen.

[3] CASPARY, Ueber Samen und Keimung der Orobanchen. Flora, 1854.

[4] KOCH, Untersuchungen über die Entwicklung der Orobanchen (vorläufige Mittheilung). Ber. der deutschen botan. Gesellsch. I. Bd. 1883. pag. 188.

[5] VAUCHER, hist. physiol. III. 550. »elles naissent de graines très-petites qui ne se développent que lorsqu'elles sont en contact avec les racines des plantes sur lesquelles elles vivent.« — Die früheren Angaben desselben Autors (in der Monographie des Orobanches) lasse ich hier absichtlich unberücksichtigt, da die hist. phys. später erschienen ist.

Haustorium. Es treten im Keimling nun auch Gefässbündel auf, die sich an den Gefässkörper der Nährwurzel anlegen, auch die übrigen Gewebe des Haustoriums schliessen sich eng an die gleichnamigen der Nährpflanze an, also Epidermis an Epidermis, Parenchym an Parenchym, Siebröhren an Siebröhren, so dass sich der Parasit wie ein Ast der Nährpflanze verhält. Die befallene Wurzel der letzteren bildet um die Basis der Keimpflanze eine Wucherung, in welche hinein die letztere Auswüchse treibt, die mit dem primären Haustorium übereinstimmen; »der junge Parasit sitzt, etwa wie ein starker Zahn, mit seinen Wurzeln in der Achsenwucherung seiner Nährwurzeln.« Der ausserhalb desselben befindliche (»extramatricale«) Theil der Keimpflanze zeigt unterdessen ebenfalls weitere Wachsthumsvorgänge. Das Stammende des Keimlings entwickelt sich aber nur selten weiter und wird zum Niederblätter und Blüthen erzeugenden Sprosse, gewöhnlich bleibt es auf seiner niederen Ausbildungsstufe stehen und dient nur als Saugorgan, welches die im Endosperm enthaltenen Reservestoffe dem Wurzelende zuführt. Der der Nährwurzel aufsitzende Theil des letzteren schwillt knollenförmig an, während das nicht verdickte Stammende des Keimfadens abstirbt. Die Blüthensprosse und Wurzeln entstehen an diesem knollenförmigen Basalstück. Die einzelnen Species verhalten sich bezüglich der Wurzelbildung nicht gleich: *O. rubens* z. B. besitzt sehr zahlreiche Wurzeln, *O. epithymum* fast gar keine. Die Wurzeln entstehen nahe an der Oberfläche der Knolle, sie besitzen keine Wurzelhaube, sie haben hauptsächlich die Aufgabe neue Contaktpunkte mit einer Nährwurzel herzustellen. Es geschieht dies, indem sie sich der Wurzel fest anlegen, und eine Zellgruppe in die Nährwurzel einwachsen lassen, wodurch die »secundären« Haustorien hergestellt sind, die im Allgemeinen den primären entsprechen, aber, wie es scheint, nicht wie diese aus Umbildung einer Wurzel hervorgehen, sondern einen ähnlichen Charakter haben, wie die der Rhinanthaceen. Auch die Sprossanlagen entstehen endogen an der Knolle, welche zu dieser Zeit schon eine verkorkte, also nicht mehr entwicklungsfähige Epidermis hat. Die Sprossanlagen, welche aus der Knolle hervorgetreten sind, werden durch die, nicht lange funktionirenden Schuppenblätter, welche sie bilden geschützt, sie entwickeln sich nach und nach zu Blüthenständen, deren Zahl offenbar von der Kräftigkeit der sie erzeugenden Knolle abhängt, sie gelangen bei den von Koch untersuchten Arten auf die sich die obige Schilderung haupt-

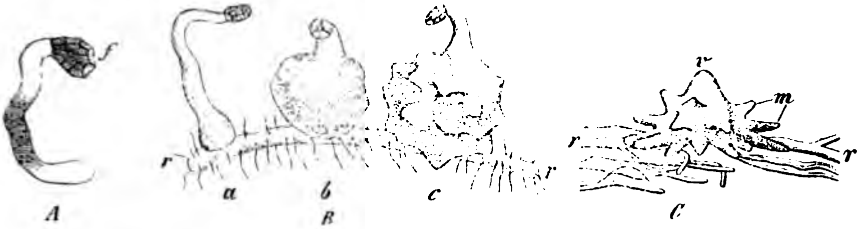


Fig. 98. (B. 419.)

(Nach Caspary.) Keimung von *Orobanche ramosa.* A Freier Keimling, f das von der Samenschale bedeckte Stammende. B Drei junge Pflänzchen verschiedener Entwicklung auf einer Nährwurzel (r). Das am weitesten rechts stehende zeigt die Anlagen von Nebenwurzeln als Protuberanzen, es ist ebenso wie das mittlere mit der Nährwurzel schon verwachsen, während das links stehende erst die Rinde der letzteren durchbrochen hat und sein Radicularende anschwellen lässt. C älteres Stadium einer Keimpflanze mit Nebenwurzeln (m), sie sitzt mehreren Nährwurzeln auf, v Stammende des Keimlings.

sächlich bezieht, wenn sie mit ihren Nährpflanzen gleichzeitig ausgesät werden bei *Orob. ramosa* meist nach 2½, bei *Or. speciosa* nach 3 Monaten zur Blüthe. Es sind die Orobanchen ebensowenig wie die parasitischen Rhinanthaceen auf eine Nährpflanze beschränkt, *O. ramosa,* die gewöhnlich auf Hanf schmarotzt, wurde z. B. von Koch auch auf *Vicia Faba* kultivirt. Inwieweit die grosse Variabilität der Orobanchen mit dem Schmarotzen auf verschiedenen Nährpflanzen zusammenhängt ist näher zu untersuchen.[1] Bei den einjährigen Orobanchen stirbt, wie es scheint, die Pflanze mit der Fruchtreife ab. Auch bei den mehrjährigen ist die sprosserzeugende Knolle wie es scheint monokarpisch,[2] aber es bilden sich von dem primären Haustorium aus Gewebewucherungen, die sich in Mittel- und Innenrinde der Nährwurzel verbreiten, und auch ähnlich wie *Viscum* senkerähnliche Gewebeplatten nach innen bilden. Aus diesem »intramatrikalen Thallus« entspringen dann seitliche Blüthensprosse, welche die bedeckende Rinde sprengen; es gleicht derselbe also dem Vegetationskörper einiger unten zu erwähnender Loranthaceen und Rafflesiaceen.

5. *Viscum* und andere Loranthaceen.

Die Fruchtbildung der Loranthaceen ist, soweit sie genauer verfolgt ist, oben kurz geschildert worden. Für *Viscum album* liegen bis jetzt nur Hofmeister's ältere Untersuchungen vor, aus denen hervorzugehen scheint, dass hier eine ähnliche Reduktion stattfindet wie bei *Loranthus sphaerocarpus.*

Die reife Frucht ist eine Beere,[3] die einen oder mehrere Embryonen enthält. Die Früchte werden von Vögeln verbreitet, und zwar in der Mehrzahl der Fälle jedenfalls nicht dadurch, dass die unverdaulichen »Samen« (der Embryo und das Endosperm) mit den Excrementen abgehen, sondern dadurch, dass die Vögel[4] (Drosseln) die Samen, die mit einer klebrigen Substanz *(Viscin)* überzogen sind, nicht fressen, sondern an Baumästen mit dem Schnabel abputzen. Bei der Keimung des durch das Viscin an die Rinde angeklebten Samens tritt das Wurzelende des Embryos unter starker Verlängerung des hypokotylen Gliedes aus dem Samen heraus, und heftet sich der Nährpflanze an. Es geschieht dies, in welcher Lage auch die Samen der Nährpflanze angeheftet sein mag[5] dadurch, dass das hypokotyle Glied stark negativ heliotropisch ist, sich also stets nach der dunklen Zweigoberfläche hinkrümmt. Das Wurzelende verbreitet sich auf der Zweigoberfläche zu einem scheibenartigen Köpfchen, welches der ersteren dicht anhaftet. »Der Längsschnitt desselben zeigt jetzt eine centrale, protoplasmareiche Meristemmasse, die durch Streifen zerdrückter Zellen von einer äusseren parenchymatischen Rindenschicht getrennt wird; seine gesammte (aus der Umbildung des Wurzelendes hervorgegangene) Ansatzfläche besteht aus stark verlängerten Epidermiszellen. Jetzt wird in der Achse des Köpfchens aus einem Theile des Centralmeristems ein konisches, meristematisches Würzelchen gebildet, welches die Epidermis der Ansatzfläche durchbrechend, in die Rinde des Nährzweigs eindringt (SOLMS, a. a. O. pag. 614 und 615).[1]) Im ersten Jahre dringt diese Wurzel bis auf den Holzkörper des Nährzweiges vor und verbindet sich fest mit demselben, sie dringt aber nicht in denselben ein, sondern wird nur bei weiterem Dickenwachsthum von den neugebildeten Holzlagen umlagert, so dass sie dann später mehrere Jahresringe durchsetzt. Untersucht man eine ältere Mistelpflanze, so findet man vom Mittelstock derselben ausgehend in der secundären Rinde des Nährzweiges eingebettet eine Anzahl grüner Stränge die sogen. Rindenwurzeln des Parasiten. Die ersten derselben sprossen als wahrscheinlich exogene Seitenzweige aus dem Keimwürzelchen hervor. Die Rindenwurzeln sind sehr einfach gebaut, sie bestehen aus einem centralen, von Rindenparenchym umgebenen Gefässbündel. Eine scharf differenzirte Epidermis besitzen sie nicht, die äussersten Parenchymzellen sind nur etwas kleiner als die übrigen,

---

[1] Vergl. die Bemerkungen von Vaucher, a. a. O.

[2] Vergl. Solms-Laubach, Das Haustorium der Loranthaceen etc. Abh. der naturf. Ges. zu Halle. Bd XIII. Heft 3 pag. 270.

[3] Ueber die Keimung vergl. Pitra, Ueber die Anheftungsweise einiger phanerogamen Parasiten an ihre Nährpflanze. Bot. Zeit. 1861, pag. 53 ff., Schacht a. a. O.

[4] Ohne Beihilfe derselben würden, wie Pitra hervorhebt, nur wenige Samen an die Zweige angeheftet werden, da das viscinhaltige Gewebe der Früchte von dem dünnen, glatten Epikarp bedeckt ist, welches erst entfernt werden muss. — Bei *Myzodendron*, das auf Buchen im antarktischen Amerika schmarotzt, wird die Anheftung der Samen nicht durch Viscin, sondern durch Borsten bewirkt, die sich wie Ranken um den Nährzweig schlingen und so die Samen an demselben befestigen (vergl. Le Maout et Decaisne, traité général, pag. 484).

[5] Die Misteln wachsen also z. B. auf der Unterseite von Baumästen abwärts. Ihre Sprosse scheinen gar nicht geotropisch zu sein. Bekanntlich kommt die Mistel auf einer grösseren Anzahl von Bäumen vor, auf Tannen, Fichten, Linden, Apfelbäumen etc. Am seltensten wohl auf Eichen. Auch die anderen parasitischen Loranthaceen sind bis jetzt nur auf Dikotylen und Nadelhölzern gefunden worden. — Einige Loranthaceen *(Nuytsia, Atkinsonia* etc.) sollen auch in der Erde wachsen.

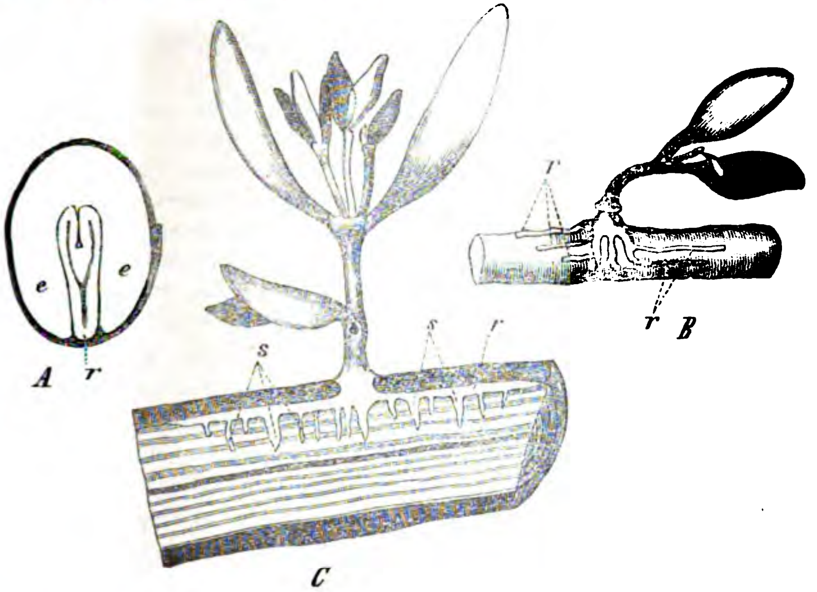


Fig. 99. (B. 420.)

Viscum album. A Längsschnitt eines Samens. Der mit zwei Cotyledonen versehene Embryo ist vom Endosperm (weiss gelassen und mit e bezeichnet) umschlossen, mit Ausnahme des Wurzelendes (nach SOLMS-LAUBACH). B Keimpflanze im zweiten Jahre auf einem Tannenzweige, dessen Rinde sorgfältig entfernt wurde, um den Verlauf der Rindenwurzeln (r) zu zeigen. C Mistelpflanze im dritten Jahre auf einem Tannenzweige. Die Rindenwurzeln verlaufen zwischen Rinde und Holz des Zweiges, die Senker (s) gehen rechtwinklig in dasselbe hinein. B und C nach SCHACHT.

---

[1]) Die Keimung findet nach SCHACHT (Beiträge etc.) auch auf feuchter Erde statt, der Keimling geht aber hier zu Grunde. Durch starke Borke kann der Wurzelfortsatz nicht eindringen.

und haften dem umgebenden Gewebe fest an. Ihr Vegetationspunkt besteht aus einem ordnungslosen grosszelligen Meristem, dessen oberflächliche Elemente zu Haaren auswachsen, so dass dadurch die ganze Wurzelspitze das Aussehen eines Pinsels erhält. Da die Wurzelspitze in keiner Verbindung mit dem Gewebe des Nährzweiges steht, so scheint diese Struktur nur den Zweck des Schutzes der Spitze beim Vordringen im Gewebe zu haben, es scheint mir deshalb ganz berechtigt zu sein,[1] wenn man das die Spitze der Rindenwurzeln bedeckende Gewebe mit einer Wurzelhaube vergleicht, obwohl von einer Meristem-Anordnung wie in der Wurzel nicht parasitischer Pflanzen (eine Anordnung übrigens, die nach dem oben pag. 344 ff. Mitgetheilten eine sehr wechselnde ist), nichts zu sehen ist. An diesen Rindenwurzeln entspringen im Alter, oder wenn der Spross von dem sie ausgehen, entfernt wird, zahlreiche Adventivknospen, die zu neuen Mistelstämmchen auswachsen. Ausserdem aber entstehen auf ihrer unteren (dem Holze des Nährzweiges zugewendeten) Seite die sogen. Senker. Es sind dieselben keilförmige, oft viele Jahresringe (nach einem von SCHACHT angeführten Beispiele bei der Tanne 70) durchsetzende Auswüchse der Rindenwurzeln. Sie dringen aber nicht activ ins Holz ein, sondern werden von demselben umwallt. Sie folgen auf eine merkwürdige Weise dem Dickenwachsthum des Nährzweiges. Auf der innerhalb der Cambiumzone des letzteren gelegenen Partie des Senkers findet sich nämlich ein (meist unregelmässig entwickeltes) Theilungsgewebe, durch dessen Thätigkeit das (in Bezug auf den Nährzweig radiale) Längenwachsthum des Senkers fast ausschliesslich stattfindet. Wenn dieses Meristem in Dauergewebe übergeht, so stirbt der betreffende Senker ab, und damit auch das Gewebe des Nährzweiges an dieser Stelle. Die Senker werden schon nahe der Spitze der Rindenwurzeln angelegt, und dringen dann bis auf das Holz vor, die Endelemente der unregelmässigen Gefässreihen des Senkers setzen sich mit den Gefässen des Nährzweiges (bei dikotylen Bäumen) in direkte Verbindung, bei den Coniferen legen sie sich an die gehöft getüpfelten Tracheiden an, so dass auch hier die gleichnamigen Gewebelemente der Parasiten und der Nährpflanze mit einander in Verbindung stehen.

Von besonderem Interesse ist noch die von PITRA ermittelte Thatsache (a. a. O. pag. 58), dass die eben angeführte Entwicklung des Parasiten auch erfolgt, wenn durch irgend welche Einflüsse die Endknospe der Keimpflanze zu Grunde gegangen ist. Die Rindenwurzeln wachsen dann im Gewebe der Nährpflanze einige Jahre fort, ohne auf der Oberfläche desselben Sprosse zu entfalten, erst später bilden sich dann am Grunde der Keimscheibe Knospen aus, die zu Sprossen auswachsen.

Was die »morphologische Natur« von Senkern und Rindenwurzeln der Mistel betrifft, so ist es derzeit wohl kaum möglich, darüber eine bestimmte Aussage zu machen. SOLMS sieht in den Ernährungsorganen der phanerogamen Parasiten durchweg »gleichartige und denen der Thallophyten durchaus analoge Thallusgebilde«, und glaubt, dass sie weder Wurzeln noch Stämme sein können, da sie der in der Cormophytenreihe vorhandenen typischen Gliederung des Vegetationskörpers entbehren. — Was die Bezeichnung der Ernährungsorgane als »Thallus« betrifft, so ist darüber pag. 137 zu vergleichen, sie gründet sich meiner Ansicht nach auf eine historisch nicht berechtigte Ausdehnung des Begriffs »Thallus«, dessen Anwendung bei extremen Parasitenformen wie dem unten zu erwähnenden *Pilostyles* aus Zweckmässigkeitsgründen gewiss berechtigt ist, aber bei *Thesium*, *Viscum* etc. zu Widersprüchen führt. Es scheint mir keineswegs ausgeschlossen, dass die Ernährungsorgane der Parasiten ganz ungleichartige Gebilde vorstellen, die von *Viscum* z. B. können vielleicht als stark metamorphe Wurzeln betrachtet werden[1]), wie das »primäre« Haustorium von *Orobanche* es z. B. ist. Es ist in den früheren Abschnitten mehrfach hervorgehoben worden, wie stark und den Charakter eines Organs oft ganz verwischend die Umbildungen desselben sein können — es sei hier nur an die Podostemoneen erinnert, wo ebenfalls ein »Thallus« vorkommt, der aber das eine Mal eine metamorphe Wurzel, das andere Mal ein metamorphes Sprosssystem darstellt. — Die Ansicht, dass die Haustorien der Mistel stark metamorphosirte Wurzeln seien, wird namentlich auch durch einige tropische Loranthaceen gestützt[2]). Bei *Oryctanthus*-Arten entspringen Saugwurzeln (wie die *bdallorhizae* Eichler's hier kurz genannt sein mögen) aus der Basis des Parasiten ausserhalb der Nährpflanze und zwar endogen. Sie besitzen keine Wurzelhaube und kriechen auf der Oberfläche der Nährpflanze nach allen Richtungen umher, mit ziemlich gleichen Distanzen bilden sie auf ihrer Unterseite Haustorien, die ähnlich wie der an der Anheftungsscheibe des Embryos gebildete in die Nährpflanze eindringen. Oberhalb der Haustorien können an diesen Saugwurzeln Adventivknospen entspringen. Andere Loranthaceen besitzen die oben schon erwähnten »Greifwurzeln« (pag. 360), die an nicht näher bestimmbaren Stellen der Sprosse entspringen, anfangs frei in die Luft wachsen, eine hakenförmig gekrümmte Spitze besitzen, mit der sie einen Nährzweig fassen können, den sie dann wie eine Ranke umwickeln[3]), sie befestigen sich an demselben, ähnlich wie ein Cuscutaspross mit Haustorien. — Bei *Strutanthus complexus* endlich, der einen schlingenden Stengel besitzt, entspringen die Saugwurzeln an den Berührungsstellen mit dem Nährzweig und bilden ein oder mehrere Haustorien.

---

[1] Auch nachdem SOLMS-LAUBACH seine Annahme einer Wurzelhaube zurückgezogen hat.

Es würde zu weit führen, das Verhalten dieser Haustorien zu ihrem Nährzweig hier zu erörtern. Erwähnt sei nur, dass, während die von *Viscum* befallenen Aeste nur eine Anschwellung zeigen, andere Loranthaceen (auch *Loranthus europaeus*) oft umfangreiche Auswüchse des Nährzweiges an der Basis des Haustoriums (»Holzrosen«) hervorrufen.

Arceuthobium Oxycedri bildet den Uebergang von *Viscum album* zu einigen anderen Parasitenformen. Die Laubsprosse sind hier nicht wie bei *Viscum* holzig und ausdauernd, sondern krautartig und jedenfalls von beschränkter Lebensdauer. Die ein bis zwei Zoll langen Stämmchen bedecken die Zweige von *Juniperus Oxycedrus* oft in dichten Rasen. Es entstehen die Sprosse auf den Rindenwurzeln. Die letzteren bilden ein vielverschlungenes Geflecht gefässdurchzogener Gewebestränge, dessen Aeste am Ende in Büschel von einander kreuzenden fadenartigen Strängen auslaufen, von denen die Senker als senkrecht gegen das Nährholz gerichtete Zweige entspringen. Die Rindenwurzeln besitzen also keine compakte Spitze, sondern lösen sich in myceliumartige Zellstränge auf. Die einfachsten dieser Zellstränge bestehen nur aus einer Zellreihe, aus der dann in den älteren Partieen durch Zelltheilung ein Gewebestrang hervorgehen kann. — Die Keimung von *Arceuthobium Oxycedri* ist nicht bekannt, wahrscheinlich aber verläuft sie ähnlich wie die von *Viscum*.

6. Ganz ähnlich wie *A. Oxycedri* verhält sich unter den Rafflesiaceen *Pilostyles aethiopica*, welche auf den Zweigen einer *Caesalpinee*, der *Berlinia paniculata* schmarotzt. Auch hier finden sich in der sekundären Rinde des Wirthes verlaufend Stränge, die ohne bestimmte Gestalt sind, und von denen schmale, plattenförmige Aeste abgehen, die radial gegen den Holzkörper wachsend, von

---

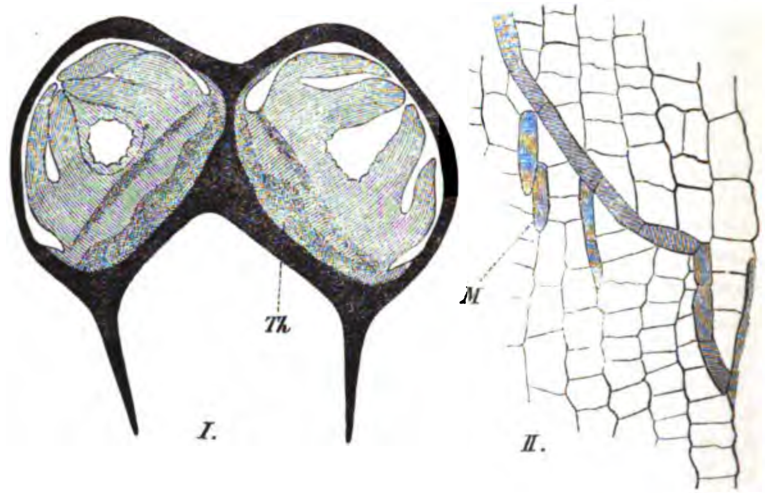
[1]) Auch Eichler *(Flora brasiliensis fascic. 44. Loranthaceae)* sagt: (pag. 9) »*affinitatem autem quam proximam absque dubio cum radice habet — et nil forsitan est nisi radix ad opus parasiticum adaptata.* — Solms dagegen fasst die sämmtlichen intramatrikalen Theile auf als den einzigen Saugfortsatz eines einzigen terminalen Haustoriums, der hochentwickelt und durchaus in eigenartiger Weise gegliedert sei.

[2]) Cfr. Eichler a. a. O.; über die anatom. Verhältnisse der Haustorien. Solms, Das Haustorium der Loranthaceen etc. Abh. der naturf. Ges. zu Halle, Bd. XIII, Heft 3.

[3]) Dies schliesst Eichler aus seinen Beobachtungen an getrocknetem Material.

diesem allmählich als »Senker« umschlossen werden. Laubsprosse finden sich hier wie bei allen Rafflesien nicht, die einzigen Sprosse, welche als Adventivknospen im Innern des »thallodischen Vegetationskörpers« entstehen und durch die Rinde des Nährzweiges hervorbrechen, sind die Blüthenknospen, ähnlich wie am Mycel eines endophytischen Pilzes z. B. einer *Peronospora* die Fruchtträger (hier die Conidienträger) entspringen und über die Oberfläche der Nährpflanze hervortreten.

Bei einer anderen *Pilostyles*-Art, dem *Pilostyles Hausknechti*[1]) geht die Reduktion des intramatrikalen Vegetationskörpers noch viel weiter. Es schmarotzt diese Rafflesiacee auf *Astragalus*-Arten, die Blüthensprosse derselben treten auf den Basalstücken der Blätter zu Tage. Auf jungen Entwicklungsstadien zeigt sich, dass die Blüthenknospen einer polsterförmigen, unregelmässig begrenzten, in fester und enger Verbindung mit dem Gewebe des *Astragalus*-Blattes stehenden Gewebemasse des Parasiten aufsitzen, dem Floralpolster. (Vergl. Fig. 100) Derartige Floralpolster finden sich regelmässig zwei in dem Blatte, wo sie zur Entwicklung gelangen, nach der Blüthezeit gehen dieselben zu Grunde. Der intramatrikale Vegetationskörper des Parasiten, der diese »Floralpolster« erzeugt, besteht aus einfachen Zellsträngen (Fig. 100), die SOLMS ihrer Aehnlichkeit mit einem Pilzmycelium halber auch direkt als Mycelium bezeichnet. Dasselbe ist hauptsächlich im Marke des *Astragalus*-Sprosses verbreitet, seine Aeste dringen aber auch in die Gefässbündel, durchsetzen die Markstrahlen, verbreiten sich in Form unregelmässig geschlängelter Fäden in der Rinde und schliessen sich endlich irgendwie an die jungen Floralpolster an. Es gelingt mit Leichtigkeit, dies Mycelium bis in den Vegetationspunkt zu verfolgen; in einer Region, in welcher noch kaum die Scheidung von Rinde und Mark erfolgt ist, ist es reichlich vorhanden. —



(B. 421.) Fig. 100.

Pilostyles Hausknechti nach SOLMS. I. Querschnitt durch den Blattgrund von *Astragalus leiocladus* mit zwei Blüthenanlagen von *Pilostyles*. Das Gewebe der Nährpflanze ist dunkel gehalten. Th Floralpolster, aus welchem die Blüthen entspringen. II Längsschnitt durch das Mark eines *Astragalus*-Sprosses, in welchem der aus einzelnen Zellreihen (M) bestehende Vegetationskörper des Parasiten wächst.

---

[1]) SOLMS-LAUBACH, Ueber den Thallus von *Pilostyles Hausknechtii*. Bot. Zeit. 1874. Nr. 4 und 5.

Es konnte sogar mit Bestimmtheit bis unter die äussersten Zelllagen des Scheitels verfolgt werden. (SOLMS, a. a. O. pag. 68). Die Floralpolster entstehen aus diesem Mycelium, indem in ein Blatt bald nach dessen Entstehung Mycelfäden eintreten, in seiner Basis anschwellen, und durch Theilung ihr Ende in ein Nest unregelmässig polyedrischer Zellen verwandeln, das später zum Floralpolster anschwillt. Endogen, wie es scheint, entsteht auf demselben die Blüthenknospe.

Andererseits lässt sich an *Pilostyles aethiopica* auch *Cytinus Hypocistis* anschliessen, dessen Vegetationskörper zwischen Rinde und Holz von *Cistus*-Wurzeln vegetirt, und einen Hohlcylinder darstellt. Er besitzt eine Meristemplatte, mittelst welcher er in die Dicke wächst, dieselbe läuft auch jederseits in den äussersten Rand des Vegetationskörpers aus und vermittelt so auch dessen Längenwachsthum. Am Rande besitzt das *Cytinus*-Polster schmale und breite Vorsprünge. Diese heben das Cambium des Nährzweiges ab und machen also an den betreffenden Stellen normale Holzbildung unmöglich, während in den Buchten zwischen diesen Vorsprüngen dieselbe weiter geht. Da auch die Vorsprünge der Parasiten ein Dickenwachsthum besitzen, so entstehen abwechselnde Leisten von Parasitengewebe und Nährwurzelholz, die des letzteren werden isolirt, indem die Gewebeleisten des Parasiten nach und nach sich verbreiternd zusammenstossen. Da gleichzeitig auch das abgehobene Cambium der Nährwurzel auf der Oberfläche des Parasiten Holz ablagert, so ist klar wie komplicirte Wechsellageruugen von Nährwurzelholz und Parasitengewebe entstehen müssen. Dieselben können hier nur kurz angedeutet, bezüglich der Einzelnheiten muss auf die SOLMS'sche Abhandlung in PRINGSHEIM'S Jahrbüchern verwiesen werden. Die Blüthensprosse von *Cytinus* werden endogen in dem Meristem des Vegetationskörpers angelegt.

7. Während die Blüthensprosse bei den Rafflesiaceen auf Gewebemassen des Thallus angelegt werden, die im Innern der Nährpflanze liegen, bilden sich bei den Balanophoreen[1]) eigenthümliche, die Rinde der Nährpflanze durchbrechende Knollen an dem intramatricalen Thallus des Parasiten. An diesen Knollen entstehen die Blüthensprosse endogen, entweder direkt oder auf eigenthümlichen, meist cylindrischen im Boden kriechenden Auswüchsen derselben. Die *Balanophora*-Knollen sind durchzogen von Gefässsträngen, welche aber nicht der Knolle, sondern der Nährwurzel angehören, welcher diese aufsitzt. Die junge *Balanophora*-Knolle steht an dem Orte, wo sie die Rinde der Nährwurzel durchbrach in direkter Verbindung mit dem Holze derselben. Hier ist das Wachsthum ein besonders intensives, es bildet sich eine von Zellgruppen des Parasiten durchlagerte Callusmasse. Von ihr gehen die die Knolle durchziehenden Gefässstränge aus: ursprünglich Ausstrahlungen der basalen Gewebemasse, deren Zellen dann grossentheils in Gefässe resp. Tracheiden sich verwandeln. —

Es werden die angeführten Beispiele genügen, um zu zeigen, dass unter dem Einfluss des Parasitismus die Organbildung in der merkwürdigsten Weise reducirt wird. Wie bei den thierischen Parasiten, so sehen wir auch bei den pflanzlichen eine Verkümmerung der bei der parasitischen Lebensweise unütz gewordenen Organe eintreten. Die Sprossbildung typischer Parasiten beschränkt sich auf die Bildung von Blüthen oder Inflorescenzen, der Vegetationskörper aber ist in den extremsten Fällen wie dem oben von *Pilostyles Hausknechtii* beschriebenen so sehr reducirt, dass er mit dem der Pilze eine habituelle Aehnlichkeit hat und denn auch direkt als »Mycelium« bezeichnet worden ist.

Es wurde bei Besprechung der Loranthaceen darauf hingewiesen, dass man den intramatrikalen Vegetationskörper der Parasiten entweder als Weiterentwicklung der Haustorienbildung, wie sie uns in einfachster Weise bei *Rhinanthus*, *Thesium* etc. entgegentritt auffassen, oder aber demselben bei den verschiedenen

---

[1]) SOLMS-LAUBACH a. a. O. (Ueber die Haustorien der Loranthaceen etc.).

Formen einen verschiedenen Ursprung (bei *Viscum* z. B. aus der Rückbildung von Wurzeln) zuschreiben kann, eine definitive Entscheidung darüber ist derzeit wohl kaum möglich.

Besonders eigenthümlich sind die Rückbildungserscheinungen an den Samen, welche bald (wie bei Loranthaceen und Santalaceen) nur die Samenknospen, bald wie bei Orchideen, Pyrolaceen nur den Embryo, bald wie Balanophoreen, Rafflesiaceen etc. beide treffen. Erinnern wir uns noch der eigenthümlichen Reizbarkeitserscheinungen, die namentlich bei der Keimung auftreten und den Zweck haben, das Auffinden einer Nährpflanze für den Parasiten zu sichern — (des negativen Heliotropismus des hypokotylen Gliedes von *Viscum*, des fehlenden Geotropismus bei demselben, der Unfähigkeit von *Cuscuta*, im Keimstadium todte Stützen zu umschlingen, der Entstehung ihrer Haustorien an den Berührungsstellen mit der Nährpflanze, der Eigenthümlichkeit der *Orobanche*-Samen nur im Contact mit der Nährpflanze zu keimen — so werden die phanerogamen Parasiten gewiss als eine der merkwürdigsten Bildungen des Gewächsreiches erscheinen.

III. Abtheilung.

Entwicklungsgeschichte der Fortpflanzungsorgane.

1. Kapitel.

Entwicklungsgeschichte der Sporangien.

Das Verständniss des Entwicklungsganges der Samenpflanzen ist bedingt durch die Kenntniss desjenigen der »Gefässkryptogamen.« Die Fortpflanzung derselben erfolgt durch Sporen: einzellige von der Mutterpflanze sich ablösende Gebilde. Aus der Keimung der Sporen geht die unscheinbare Geschlechtsgeneration, das Prothallium hervor, welches (bei den »homosporen« Gefässkryptogamen) männliche und weibliche Geschlechtsorgane, Antheridien und Archegonien producirt, während bei einer Anzahl anderer, in verschiedenen Verwandtschaftskreisen auftretender Formen die Sporen sich auffallend verschieden verhalten: Die einen sind klein, sie werden deshalb als Mikrosporen bezeichnet und bilden neben einem sehr reducirten männlichen Prothallium nur männliche Geschlechtsorgane, während die grossen Makrosporen auf einem gewöhnlich ebenfalls nur zu geringer Entwicklung gelangenden Prothallium nur Archegonien produciren. Es genüge an diese allbekannten Thatsachen hier kurz zu erinnern.

Die Organe, in welchen die Sporen gebildet werden, heissen Sporangien. Wo Mikro- und Makrosporangien vorhanden sind, werden dieselben in besonderen Sporangien ausgebildet, welche dementsprechend die Bezeichnung Mikro- und Makrosporangien führen. Auf Grund von HOFMEISTER's[1]) »vergleichenden Untersuchungen« hat sich die Erkenntniss Bahn gebrochen, dass auch bei den Samenpflanzen Mikro- und Makrosporen sich finden; nur führen sie von früher her andere Namen, die Mikrospore wird als »Pollenkorn«, die Makrospore als »Embryosack« bezeichnet. Es müssen folglich auch die Bildungsstätten derselben als Mikro- und Makrosporangien bezeichnet werden. Und dass diese Bezeichnung eine begründete, auf der Uebereinstimmung der ganzen Organisation, wie sie sich im Bau und der Entwicklung dieser Organe ausspricht, begründete ist, das haben die Untersuchungen der letzten Jahre immer deutlicher gezeigt. Den Nachweis dafür sucht die folgende Darstellung zu führen, welche dem Gesagten zu Folge auszugehen hat von den Sporangien der »Gefässkryptogamen.«

---

[1]) Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, Farne, Rhizokarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen von WILHELM HOFMEISTER. Leipzig 1851.

§ 1. Bau der Sporangien. Untersuchen wir ein Sporangium auf einem mittleren Entwicklungsstadium, d. h. kurz vor den Vorbereitungen zur Sporenentwicklung, so finden wir es aus folgenden Theilen zusammengesetzt: der aus einer (je nach den Einzelfällen verschiedenen) Zahl von Zellschichten zusammengesetzten Wand[1]), einem inneren Gewebe, dessen Zellen dicht mit Protoplasma erfüllt sind und sich später zu Sporenmutterzellen gestalten — es soll als sporogener Zellkomplex bezeichnet werden — und einer oder mehreren Zellschichten von charakteristischem Aussehen, welche den sporogenen Zellkomplex umhüllen. Diese Hüllzellen zwischen sporogenem Zellkomplex und Sporangienwand werden als Tapetenzellen, ihre Gesammtheit wohl auch als Tapete be-

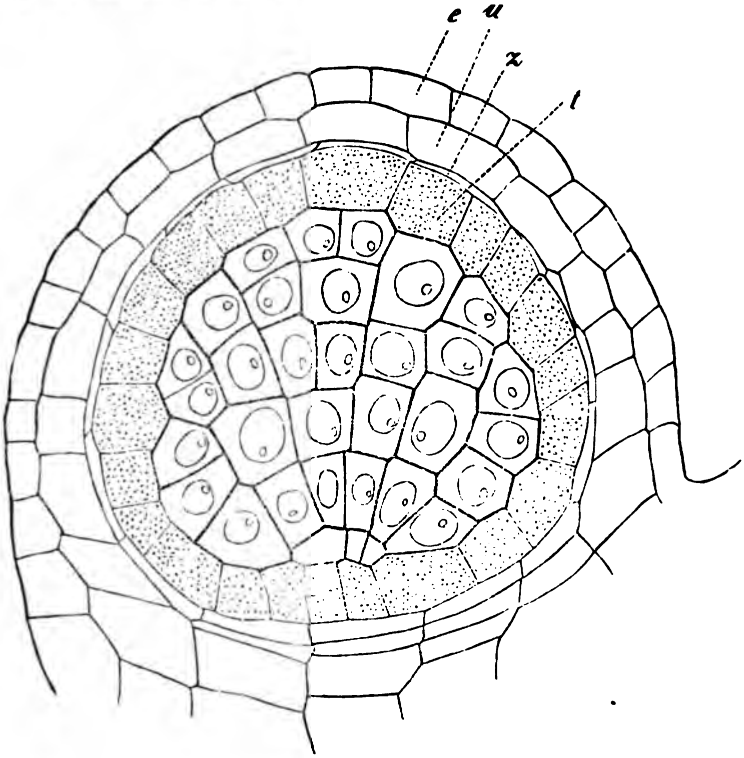


Fig. 101. (B. 422.)

Querschnitt durch ein Antherenfach (Pollensack) von *Symphytum officinale*. In den Zellen des sporogenen Zellkomplexes sind die grossen Zellkerne angedeutet, die Zellen der Tapetenschicht (t) sind punktirt. Die Antherenwand besteht aus drei Zellschichten: der Epidermis (e) einer mittleren Schicht (u), deren Zellen späterhin ihre Wand durch Spiralfasern verdicken und der inneren Schicht, welche schon beinahe ganz zusammengedrückt ist. Die Zellen des sporogenen Complexes sind aus Theilung einiger weniger Mutterzellen hervorgegangen.

---

[1]) Ist die Sporangienwand mehrschichtig, so bezeichnen wir im Folgenden die unter der äussersten Schicht derselben liegenden Zellen als Schichtzellen (abgekürzt für Wandschichtzellen).

zeichnet. Ihre Zellen besitzen ebenfalls einen dichten Protoplasmagehalt, sie werden im Verlaufe der Entwicklung aufgelöst, seltener zerdrückt, die Sporenmutterzellen isoliren sich und runden sich ab, sie nehmen nach STRASBURGER Protoplasmabestandtheile, welche von den aufgelösten Tapetenzellen stammen, auf, und ausserdem spielt das von den Tapetenzellen stammende Protoplasma auch noch eine Rolle bei der Membranbildung der Sporen, eine Funktion, die aber wahrscheinlich nicht die einzige ist, welche den Tapetenzellen zukommt, denn es ist sehr wohl denkbar, dass sie auch schon vor ihrer Auflösung bei der Stoffzufuhr zu dem wachsenden sporogenen Zellkomplex von Bedeutung sind. Sie bilden gewissermaassen den provisorischen Ablagerungsort für die Substanzen, welche den Sporen später zu Gute kommen sollen, sie gewinnen diese Substanzen theilweise durch Zerstörung (Zusammendrücken) von Zellen der Wandschichten. Die Wand der Sporangien erfährt, wenn sich das Sporangium dem Reifezustand nähert, bestimmte Veränderungen, die mit der Sporenaussaat in Beziehung stehen, und unten noch näher erörtert werden sollen.

§ 2. Form der Sporangien. Die eben beschriebenen Gebilde sind von sehr verschiedener äusserer Gestaltung und Stellung. Sie haben bei den meisten Farnen die Form kleiner, dem Sporophyll aufsitzender Kapseln, ebenso bei den Lycopodieen und manchen Coniferen. Die »Pollensäcke« der Cycadeen und Cupressineen z. B. gleichen genau den Sporangienkapseln der Farne und Lycopodiumarten. In anderen Fällen wie bei *Ophioglossum* und den Pollensäcken vieler Samenpflanzen[1]) sind die Sporangien dagegen dem Gewebe des Sporophylls oder (wie bei *Psilotum)* einem Zweigende eingesenkt, sie stimmen aber in ihrer Entwicklung ebenso mit den erstgenannten Sporangienformen überein, wie z. B. die dem Gewebe eingesenkten Archegonien von *Anthoceros* mit denen der frei über dasselbe hervortretenden. — Die Stellung der Sporangien oder die Placentation ist oben besonders besprochen worden; hier genüge es hervorzuheben, dass die Sporangien ihren Ursprung ausschliesslich aus solchen Pflanzentheilen nehmen, die im Zustand des Vegetationspunktes befindlich sind, eine adventive Entstehung aus älteren Gewebetheilen ist für dieselbe nirgends bekannt.

§ 3. Entwicklung der Sporangien. Der wichtigste Bestandtheil der Sporangien ist der sporogene Zellkomplex. Die Entwicklungsgeschichte hat ergeben, dass die Anlage desselben schon auf einer sehr frühen Stufe der Entwicklung kenntlich ist und zwar besteht dieselbe in einer Zelle, Zellreihe oder Zellschicht, welche durch ihren Inhalt von dem anderen Gewebe des Sporangiums (Anlage der Sporangienwand, der Tapetenzelle und des Sporangiumstieles) sich unterscheidet. Ich habe diese Zelle, Zellreihe oder Zellschicht, welche durch Wachsthum und dem entsprechende Zelltheilungen sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung zu dem sporogenen Zellkomplex umgestaltet, als Archesporium bezeichnet.[2]) Der Ursprung der Tapetenzellen ist ein wechselnder: sie stammen bald vom Archespor, bald von der Wandschicht, bald von dem unter dem Archespor liegenden Gewebe ab.

---

[1]) Dass dies nicht allgemein der Fall ist, zeigt z. B. Fig. 101 nur, dass die Pollensäcke (Mikrosporangien) hier nicht die Form von rundlichen gestielten Kapseln, sondern von langgezogenen Wülsten haben, was im Querschnitt natürlich nicht hervortritt.

[2]) Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien I. u. II. Botan. Zeit. 1880 u. 1881. — Den Hauptnachdruck lege ich nicht darauf, dass das Archespor grade überall eine Zellreihe oder Zellschicht zu sein braucht, sondern auf den in den genannten Abhandlungen geführten Nachweis der Homologie in der Entwicklung der ganzen Reihe der Sporangien. Dass das sporogene Gewebe (im Gegensatz zu früheren Angaben) sich überall auf ein Archespor zurückführen lässt, betrachte ich als Folge einer frühzeitig eintretenden stofflichen Differenz in der

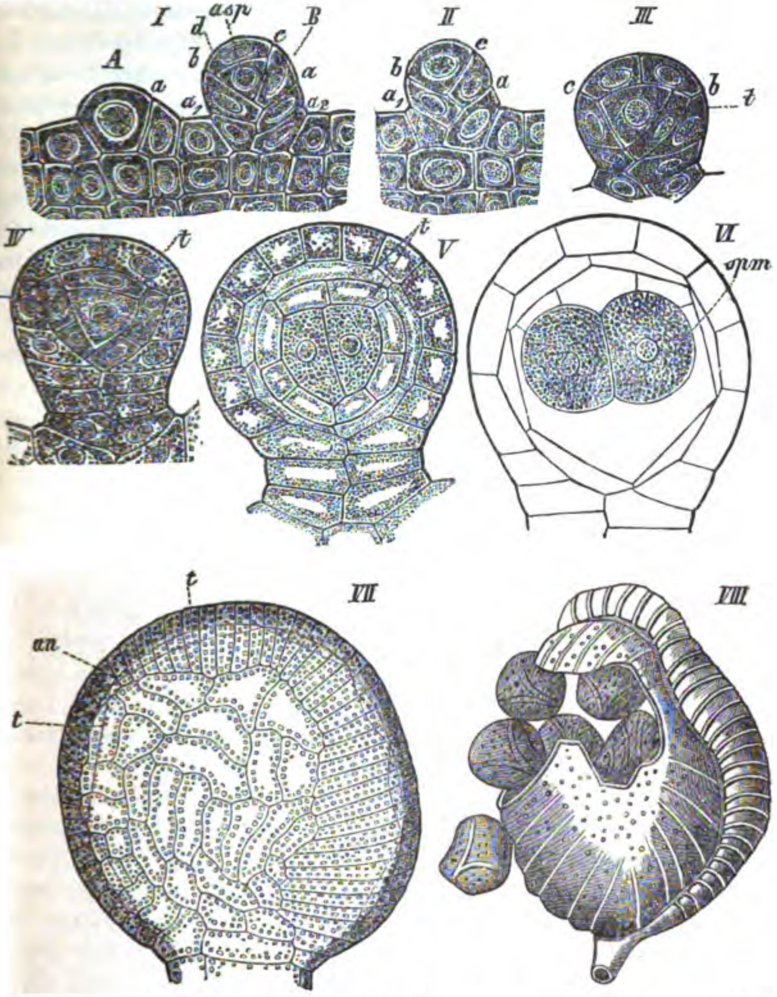


Fig. 102. (B. 423.)

Sporangienentwicklung von *Ceratopteris thalictroides* (I—VI nach KNY, VIII nach HOOKER), a, b, c die drei ersten Theilungswände der Sporangienmutterzelle a_1 und a_2 in der dem Sporangienstiele angehörigen Partie auftretende Wände, asp Archespor, t Tapetenzellen, spm Sporenmutterzellen (aus SADEBECK, die Gefässkryptogamen).

Die Darstellung der Entwicklungsgeschichte im Einzelnen hat auszugehen von den Sporangienformen, welche wir als die ursprünglichen, d. h. in diesem

---

Sporangienanlage. Möglich, dass dieselbe sich zuweilen auch in anderer Weise vollzieht, als durch das Auftreten eines Archespors der genannten Form. Ehe mit Sicherheit das Gegentheil erwiesen ist, werden wir aber berechtigt sein, auch in solchen Fällen, wo wie bei den Makrosporangien der Cycadeen ein Archespor noch nicht nachgewiesen ist, eine Unvollständigkeit in den entwicklungsgeschichtlichen Angaben anzunehmen. Da die Differenzirung sich innerhalb der Sporangienanlage erst allmählich vollzieht, so ist selbstverständlich das Archespor selbst schwieriger aufzufinden als der aus ihm hervorgegangene sporogene Zellkomplex (vergl. auch unten bei Besprechung der Mikrosporangienentwicklung der Angiospermen).

Falle als die phylogenetisch älteren betrachten können, also denen der Gefässkryptogamen. Da eine eingehende Schilderung derselben sich schon an anderer Stelle dieses Handbuches (in SADEBECK's Abhandlung über die Gefässkryptogamen Bd. I. pag. 311 ff.) findet, so können wir uns hier mit der Hervorhebung einzelner Beispiele, die für den Vergleich mit den Sporangienformen der Samenpflanzen als Ausgangspunkt dienen sollen, und zugleich die wichtigsten Verschiedenheiten in dieser Reihe zum Ausdruck bringen, begnügen.

Am längsten bekannt ist die Sporangienentwicklung bei den leptosporangiaten Farnen1) (d. h. den Filicineen mit Ausschluss der Marattiaceen und Ophioglosseen). Und zwar finden wir hier schon bei einer Abtheilung dieser Gruppe das Auftreten der zweierlei Sporangienformen, der Mikrosporangien und Makrosporangien. Die Entwicklung beider Sporangienformen ist bis zu einem gewissen Zeitpunkt vollkommen dieselbe: die Differenz tritt erst ein bei der Sporenerzeugung. Schon diese Thatsache deutet darauf hin, dass wir uns das Auftreten von zweierlei Sporen, Mikro- und Makrosporen (die »Heterosporie«) hervorgegangen zu denken haben aus dem Vorhandensein von einerlei Sporen, der Homosporie, ein Schluss, der noch durch eine Anzahl anderer Thatsachen nahe gelegt wird.

Die Sporangien der Farne gehen hervor aus Oberflächenzellen (vergl. Fig. 102). Lassen wir die Bildung des Stieles ausser Acht, so ist der Vorgang der, dass die annähernd halbkuglige Zelle, aus der die Sporangienkapsel sich entwickelt, durch vier successive Wände sich theilt in vier planconvexe Wandungszellen und eine tetraedrische Innenzelle, welch letztere das Archespor ist (asp Fig. 102, I B). Vom Archespor werden noch vier tafelförmige Segmente: die Anlagen der Tapetenzellen — abgeschnitten (t Fig. 102, IV), die sich noch einmal durch perikline Wände spalten, so dass das Archespor von zwei Lagen von Tapetenzellen umhüllt ist (Fig. 102 V), welche sich durch ihren dichteren Inhalt äusserlich von den Wandungszellen unterscheiden.

Aus dem Archespor geht der sporogene Zellkomplex hervor, dessen Zellenzahl bei den Sporangien verschiedener Arten verschieden ist, bei *Ceratopteris* sind es nur vier Zellen, deren jede dann vier Sporen producirt, die Tapetenzellen werden später aufgelöst, der innere Raum des Sporangiums dadurch und durch das Flächenwachsthum der äusseren Wandschicht bedeutend erweitert, so dass der Complex der Mutterzellen ganz frei in der das Sporangium erfüllenden »Flüssigkeit« (einer schaumigen, hauptsächlich aus dem Protoplasma der aufgelösten Tapetenzellen und der Quellung der Mittellamellen der Zellen des sporogenen Zellenkomplexes hervorgegangenen Substanz) schwimmt. Was die Ausbildung der Sporen selbst betrifft, so sei hier nur hervorgehoben, dass ganz allgemein aus einer Mutterzelle durch Theilung vier Sporen hervorgehen. Ganz analog verläuft die Sporangienentwicklung auch bei den anderen Farnen, auch bei den heterosporen Abtheilungen derselben, den Salviniaceen und Marsiliaceen. Die Mikrosporangien der beiden letzteren entwickeln sich ganz wie die Sporangien der homosporen Formen, nur die Makrosporangien weichen ab, indem hier von allen Sporen nur eine unter Verdrängung aller übrigen zur Entwicklung gelangt und beträchtliche Grösse erreicht.

---

1) Vergl. GOEBEL, Grundzüge der Systematik etc. pag. 214. Das Sporangium geht bei denselben aus einer Epidermiszelle des Sporophylls hervor, bei den eusporangiaten Farnen aus einer Zellgruppe, die Sporangienwand der letzteren ist vor der Reife mehrschichtig, bei den »Leptosporangiaten« einschichtig. Im reifen Sporangium der Eusporangiaten sind nicht selten alle Wandschichten bis auf die äusserste zerstört.

Dass die Entstehung der Sporangien aus Oberflächenzellen des Blattes keine Berechtigung dazu giebt, ihnen den »morphologischen Werth« von »Trichomen« zuzuschreiben, ist oben schon mehrfach betont worden. Hier sei im Anschluss an das über die Stellung der Samenknospen Mitgetheilte nur noch einmal daran erinnert, dass auch die Farnsporangien sehr verschiedene Stellungsverhältnisse zeigen. Sie entspringen auf der Blattunterseite bei den Polypodiaceen u. a.; bei den Schizaeaceen sind sie ursprünglich randständig (ohne dass man sie aber etwa als metamorphe Fiederblättchen auffassen könnte) bei *Salvinia* stehen sie an einem Blattzipfel ringsum vertheilt, ebenso bei den Hymenophylleen auf einer Blattnervenverlängerung. Bei *Osmunda regalis* stehen die Sporangien auf der Oberseite und Unterseite der fertilen Blattfiedern; ausserdem ist auch das Ende der fertilen Fiedern von einem (in Ausnahmefällen zwei) Sporangium eingenommen; sind auf einem wenig modificirten Laubblattheile (vergl. pag. 112) nur eine relativ kleine Anzahl von Sporangien vorhanden, so sitzen sie auf der Unterseite desselben[1]).

Die (auch von SADEBECK reproducirten vergl. Bd. I. pag. 326c) Angaben PRANTL's[2]) entsprechen dem Sachverhalt nicht. Nach PRANTL sollen die Sori das Ende gewisser fiedrig angeordneten Nerven einnehmen, ähnlich wie das bei den Hymenophyllaceen der Fall ist. »Der Unterschied liegt aber darin, dass hier das Indusium vollständig fehlt, sowie dass stets ein den Scheitel des Receptaculums einnehmendes Sporangium vorhanden ist, das bei den Hymenophyllaceen nur selten zur Entwicklung gelangt.« In der That handelt es sich aber keineswegs um ein Receptaculum, und die Sporangien sitzen auch nicht auf »fiederig angeordneten Nerven«, sondern ein Receptaculum ist gar nicht vorhanden. Was PRANTL für dasselbe gehalten hat, ist vielmehr ein Fiederblättchen; die Verzweigung der fertilen Blattheile ist ganz wie bei *Botrychium* eine reichere als die der sterilen, die Entwicklungsgeschichte zeigt deutlich, dass aus den (im sterilen Blatttheil einfach bleibenden) fertilen Fiederblättchen die Anlagen von Blattfiedern höherer Ordnung hervortreten, welche aber in Folge des Auftretens der Sporangien zu nur sehr geringer Entwicklung gelangen, und wenn man nur die fertigen Zustände vor Augen hat, zu der PRANTL'schen Hypothese führen können, da sie mit Sporangien vollständig bedeckt sind. Es geht aus dem Gesagten hervor, dass die Analogie mit den Hymenophylleen fallen zu lassen ist, ein Sorus existirt bei *Osmunda* überhaupt nicht.

Bezüglich der Sporangienentwicklung sei auf die Fig. verwiesen. Fig. 103 zeigt, dass ein dem der andern Filicineen gleichgestaltetes Archespor vorhanden ist[3]). Es fragt sich, ob das Sporangium auch hier aus einer Zelle hervorgeht; die jüngsten von mir untersuchten Stadien lassen eine sichere Entscheidung darüber nicht zu (vergl. Fig. 103 A. u. B.), da sie auch einen mehrzelligen Ursprung anzunehmen gestatten. Wäre das Letztere der Fall, so würden die Osmundaceen den Uebergang bilden zwischen den »leptosporangiaten« und den »eusporangiaten« Farnen; aus Analogiegründen mit den übrigen Farnen liegt es näher auch für *Osmunda* einen einzelligen Ursprung der Sporangien zu vermuthen.

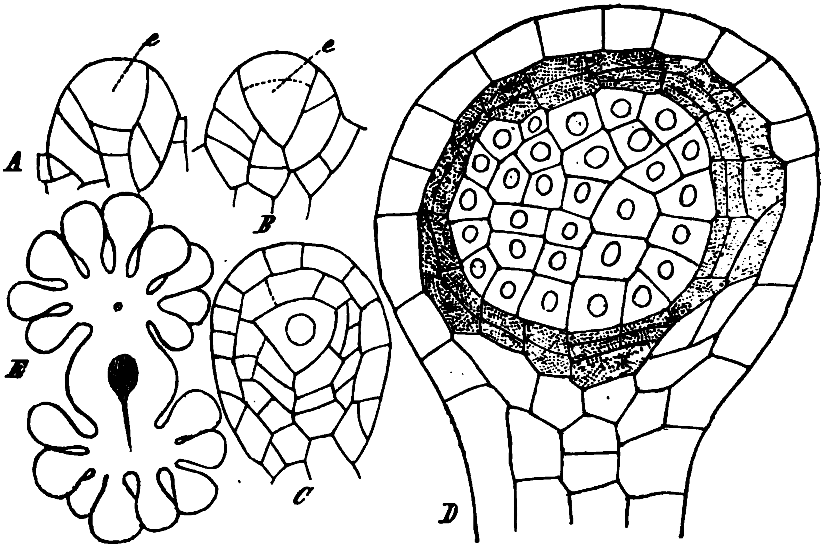
---

[1]) Es sei hier daran erinnert, dass auch bei den Angiospermen die Makrosporangien (Samenknospen) bald auf dem Fruchtblattrand, bald auf dessen Fläche stehen. Die Stellung auf der Fruchtblattunterseite ist der Natur der Sache nach ausgeschlossen.

[2]) Bemerkungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gefässkryptogamen und den Ursprung der Phanerogamen. Verh. der physikal.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. X. S.-A. — PRANTL's Auffassung mag dadurch veranlasst sein, dass die rudimentären Fiederblättchen von einem einfach bleibenden oder wiederholt gegabelten Nerven durchzogen sind.

[3]) Wie schon PRANTL in einer kurzen Notiz angegeben hat (Bot. Zeit. 1877, pag. 64.) — Die Anlegung der Sporangien erfolgt gegen Ende des Sommers, vor der Entfaltung, noch im September trifft man übrigens sehr jugendliche Stadien. Da nach der citirten Notiz PRANTL später eine ausführliche Darstellung der Sporangienentwicklung von *Osmunda* zu geben beabsichtigt, so wurde oben ein Eingehen in die Details unterlassen.

Denselben Entwicklungsgang, wie er für die leptosporangiaten Farne soeb kurz geschildert wurde, zeigen auch die Sporangien der übrigen Gefässkryptoga in den wesentlichsten Punkten, die Differenzen beziehen sich namentlich auf d Zellenanordnung, die schon bei der ersten Anlage des Sporangiums eine ande ist, als bei den leptosporangiaten Farnen. Es seien von diesen Formen hier zw Beispiele berührt, eine Form mit freien Sporangien *(Selaginella)* und eine m



(B. 424.) Fig. 103.

Sporangienentwicklung von *Osmunda regalis* (im September), A, B junge Stadien, aus der grossen Zelle e geht durch Auftreten einer Perikline (welche in Fig. B angedeutet ist), das Archespor hervor. In C ist dasselbe schon von Tapetenzellen umhüllt, in D in einen umfangreichen sporogenen Zellkomplex getheilt. Die Tapetenzellen bilden theilweise eine dreifache Lage um den letzteren, sie sind hier nach einem andern Präparate derselben Entwicklungsstufe eingezeichnet, da sie in dem betr. Sporangienlängsschnitt nicht ganz deutlich waren. E Querschnitt durch eine fertile Pinna, auf den Seitenfiedern sitzen die Sporangien sowohl auf der Ober- als der Unterseite.

eingesenkten *(Ophioglossum)*, beide sollen als Vergleichsobjekte mit der Sporangienentwicklung der Samenpflanzen dienen.

Die Sporangien von *Selaginella* entstehen aus Oberflächenzellen des Sprossvegetationspunktes, welche unmittelbar über einer Blattinsertion liegen. Die Fig. 104 zeigt zwei verschieden alte Entwicklungsstadien im axilen Längsschnitt. Die mittlere Zellreihe des Sporangienhöckers wächst stärker, als die peripherischen, die Querwände der letzteren haben in Fig. 104 A einen schiefen Verlauf angenommen, wie er sich auch in dem »Nucellus« vieler Angiospermen-Samenknospen findet (vergl. Fig. 104 C, rechts). Die unter der Epidermis gelegene Zelle 1) ist das Archespor, aus demselben geht der sporogene Zellenkomplex des in Fig. 104 B abgebildeten Stadiums hervor, sehen wir von der Zelle t in A, welche von dem Archespor durch eine Querwand abgetrennt ist und die erste Tapetenzelle darstellt ab, so hat das Bild, welches das junge Sporangium bietet (wie die Vergleichung mit der darunter stehenden Abbildung des Längsschnittes durch den Nucellus von *Cuphea Zimapanii* zeigt) die grösste Aehnlichkeit

---

1) Vielleicht ist es auch eine Zellreihe, worüber natürlich der Längsschnitt nicht entscheiden kann.

mit dem eines Längsschnittes durch den jungen Nucellus mancher Angiospermensamenknospen. Die nach aussen gelegenen Tapetenzellen werden vom Archespor abgegeben, die unteren von den angrenzenden Zellen. Bei den *Lycopodium*-Arten dagegen stammen die oberen Tapetenzellen von der Wand ab, die sich periklin spaltet, eine Differenz, die uns zeigt, dass dem Ursprung der Tapetenzellen kein grosses Gewicht beizulegen ist. Auch bei *Selaginella* spaltet sich übrigens die Sporangienwand und wird so zweischichtig (Fig. 104 B). Jede der Zellen des fertigen sporogenen Complexes wird zur Sporenmutterzelle, die sich aus dem Gewebeverband mit den übrigen isolirt, abrundet und in vier Sporen theilt. Dieselben kommen aber nur in den Mikrosporangien in grösserer Zahl zur Entwicklung: in den Makrosporangien verdrängt eine Sporenmutterzelle alle übrigen, so dass nur vier Sporen in jedem Makrosporangium sich finden. In den Mikrosporangien dagegen bilden sich sehr zahlreiche Mikrosporen. Allein auch hier scheinen nicht alle Sporenmutterzellen zur Entwicklung zu gelangen, sondern einzelne von den andern verdrängt und getödtet zu werden. Wenigstens finde ich in den Mikrosporangien von *Selag. helvetica* und *denticulata* stets auch abortirte Sporenmutterzellen. Damit mag es zusammenhängen, dass die Tapetenzellen bei vielen *Selaginella*-Arten viel später aufgelöst werden, als dies sonst der Fall ist, bei *S. denticulata* z. B. in den Mikrosporangien erst wenn die Sporen ihre definitive Form schon erreicht haben, bei *S. spinulosa* früher, bei andern (vergl. Sachs, Lehrbuch, IV. Aufl. pag. 472, unten) scheinen sie sogar ganz erhalten zu bleiben. Die Funktion derselben, Material für die Entwicklung der Pollenmutterzellen zu liefern, wird durch die abortirenden Sporenmutterzellen vielleicht unterstützt.

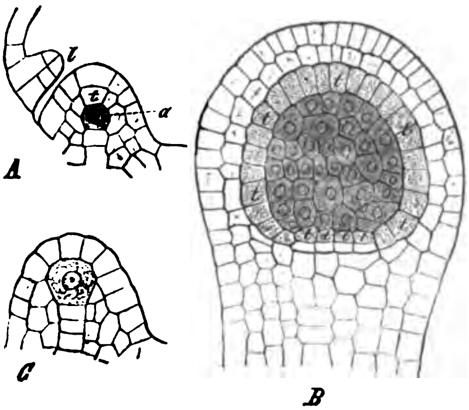


Fig. 104. (B. 425.)

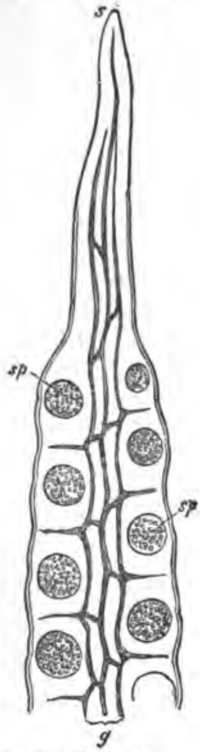
A und B *Selaginella spinulosa*, l Ligula, t Tapetenzellen. C (nach Jönsson) Längsschnitt durch den Nucellus einer jungen Samenknospe von *Cuphea Zimapanii* mit hypodermalem Archespor.

In dem fertigen Sporangium liegen die Sporen frei, die Sporangienwand ist (wenn die Schichtzellen noch erhalten sind wie das gewöhnlich der Fall ist[1]) zweischichtig. Die Epidermiszellenwände sind verdickt, an dem Scheitel des Sporangiums sind die Zellen kleiner und dünnwandiger, hier reisst die Sporangienwand später in einer Längslinie auf. Die zerstörende Wirkung des sporenerzeugenden Gewebes resp. der jungen Sporen erstreckt sich übrigens nicht nur auf die Tapetenzellen, sondern auch auf das dem Sporenkomplex angrenzende Gewebe des Sporangienstieles.

Als Beispiel für die Entwicklung »eingesenkter« Sprossungen diene *Ophioglossum*. Das Sporophyll von *Ophioglossum* entspringt auf der Oberseite eines sterilen Blatttheils (vergl. den Querschnitt Fig. 107, 3). Es trägt an seinen beiden Kanten eingesenkt zwei Reihen von Sporangien, die im Reifestadium als Höhlungen im Blattgewebe erscheinen. Die Fig. 106 repräsentirt den Längsschnitt eines Sporangiums, dessen Sporenmutterzellen sich schon isolirt und in vier Tochterzellen getheilt haben, sie schwimmen in einer schaumigen Masse, die jedenfalls herstammt von den Zellen in der Umgebung des Sporangiums, welche bei dem Heranwachsen des letzteren zerdrückt und zerstört werden. Eigentliche Tapetenzellen besitzen die Ophioglossumsporangien nicht, falls man nicht die schmalen, aber durch ihren Inhalt nicht ausgezeichneten Zellen, die den sporogenen Zellkomplex seitlich und nach innen umgeben, dafür halten will. Sie entstehen durch Tangentialtheilungen der umgebenden Zellen. Die Zellen w, die sich schon durch ihre Form von den umgebenden Sporophyll-Parenchymzellen unterscheiden, repräsentiren den einzigen vom Sporophyllgewebe differenzirten Theil der Sporangienwand; sie entstanden durch Spaltung einer ursprünglich einschichtigen Wand. Zwischen den beiden im Längsschnitt getroffenen Zellreihen der letzteren öffnet sich später das Sporangium durch einen quer zur Längsachse des Sporophylls verlaufenden Riss.

---

[1] Zuweilen werden sie auch zusammengedrückt und sind dann an der reifen Sporangienwand nicht mehr oder nur in Spuren erkennbar.



(B. 426.) Fig. 105.

Längsschnitt (parallel der Blattfläche des sterilen Blatttheiles) durch den fertilen Blatttheil von *Ophioglossum* (nach SACHS, etwa 10 mal vergr.), s freie Spitze des Sporophylls, sp die im Gewebe eingesenkten Sporangien, g g die Gefässbündel.

Auch hier geht das Sporangium aus Oberflächenzellen des Sporophylls hervor. Fig. 107, 1, zeigt auf dem Querschnitt des letzteren das jüngste zur Beobachtung gelangte Entwicklungsstadium eines Sporangiums. Es ist vierzellig, die Zellen ausgezeichnet durch grössere Zellkerne und dichten, feinkörnigen Inhalt, während die umgebenden Parenchymzellen grobkörnige Stärke führen. Offenbar sind die vier Zellen aus Quertheilung von zwei Oberflächenzellen hervorgegangen, vielleicht ursprünglich aus einer einzigen. Der Längsschnitt durch eine junge Sporangiumanlage lässt dieselbe auf eine Zelle ihrer Abstammung nach zurückführen, so dass also das *Ophioglossum*-Sporangium seiner Abstammung nach aus einer aus wenigen (2—3) Zellen bestehenden Zellreihe, die ihrerseits vielleicht von einer einzigen Zelle abstammen, abzuleiten ist. Wie Fig. 107, 2, ein älteres Stadium zeigt, bildet sich durch Theilung des Archespors ein Zellkomplex, derselbe aber erhebt sich nicht über die Oberfläche des Sporophylls, das Gewebe der letzteren wächst vielmehr mit der Sporangienanlage, und bildet so seitwärts und nach innen die Umhüllung derselben. Auch hier wird die Abgrenzung des sporogenen Zellkomplexes um so leichter und schärfer, je älter derselbe ist. Die Wandschicht wird hier relativ erst spät als deutlich vom sporogenen Zellcomplex unterschieden wahrnehmbar, sie bildet wie oben erwähnt, durch perikline Spaltung einige Schicht-Zellen. Im Wesentlichen verläuft also die Entwicklung der von *Selaginella* ähnlich, vor Allem insofern als auch hier das sporenerzeugende Gewebe auf ein Archespor sich zurückführen lässt. Solche »eingesenkte« Sporangien sind namentlich bei den Pollensäcken der Samenpflanzen häufig und auch hier ist ihre Entwicklung eine analoge. (Vergl. z. B. die a. a. O. gegebene Entwicklungsgeschichte der Pollensäcke von *Pinus silvestris*).

Es verhalten sich die »eingesenkten« Sporangien zu den freien ähnlich wie die unterständigen Fruchtknoten zu den oberständigen. Wie im ersteren Falle die Blüthenachse selbst sich an der Bildung der Fruchtknotenwand betheiligt, statt, wie sonst, den unteren Theil besonderer Sprossungen, der Fruchtblätter, zu diesem Zwecke auszubilden, so wird auch bei den »eingesenkten« Sporangien nur ein Theil der Wandung ausgebildet, die Hauptmasse aber von dem Gewebe des Sporophylls selbst umhüllt.

Es hätte für den hier verfolgten Zweck kein Interesse, die Sporangienentwicklung auch der übrigen Formen zu verfolgen. Es genüge der Hinweis darauf, dass wie in der citirten Arbeit nachgewiesen ist, der Entwicklungsgang der Marattiaceen, Equiseten, Lycopodiaceen und Ligulaten dem oben erwähnten homolog ist.

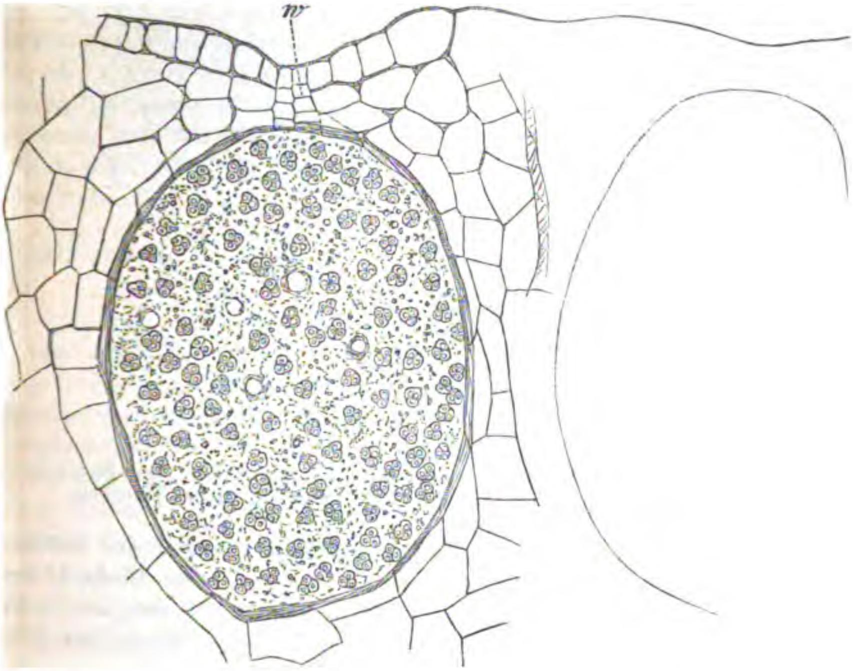
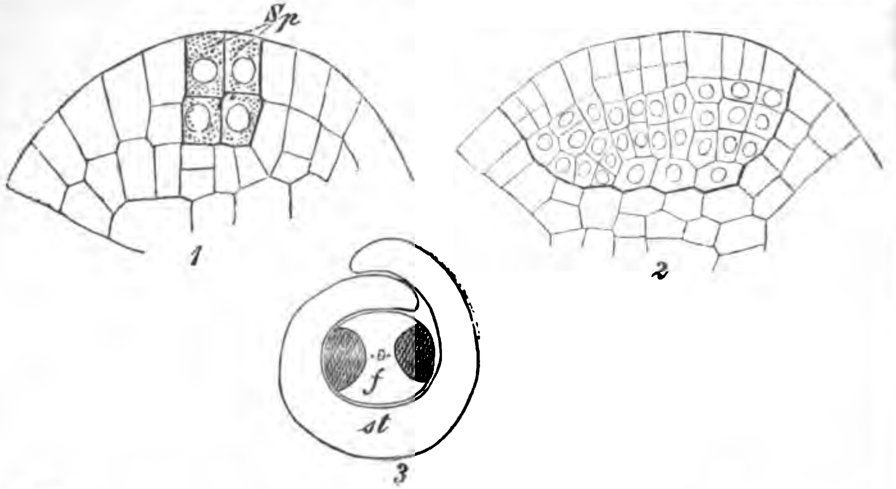


Fig. 106. (B. 427.)

Ophioglossum vulgatum. Theil eines tangentialen Längsschnittes durch ein Sporophyll, w die Wandschicht des dem Gewebe eingesenkten Sporangiums. Die Sporenmutterzellen desselben haben sich in vier »tetraëdrisch« angeordnete Tochterzellen getheilt. Die Tetraden schwimmen in einer von dem Protoplasma der angrenzenden zerstörten Zellen gebildeten Masse, die auch zahlreiche Stärkekörner enthält. An einzelnen Stellen sind die Tetraden herausgefallen und deshalb rundliche Lücken in der schleimigen Masse vorhanden.

Nur von den letzteren mag eine Form noch erwähnt sein, weil hier die Uebereinstimmung mit Vorgängen wie wir sie auch bei Samenpflanzen antreffen, eine besonders auffallende ist und Mikrosporangien und Makrosporangien in ihrer Entwicklung sich mehr unterscheiden als sonst.

Die Sporangien von *Isoëtes lacustris* (vergl. Bd. I, pag. 316) sitzen auf dem Scheidentheil der Blätter. Sie werden schon sehr früh, wenn der Scheidentheil des Sporophylls noch kaum vorhanden ist, angelegt, und sitzen demselben mit breiter Basis auf. Die ersten Stadien von Makro- und Mikrosporangien sind auch hier übereinstimmend, das Archespor ist eine, unter der zu dieser Zeit einschichtigen Sporangienwand liegende (hypodermale) Zellschicht. In den Mikrosporangien spaltet sich das Archespor hauptsächlich durch perikline Zellwände, es geht aus demselben ein aus annähernd rechtwinklig gegen die Sporangienoberfläche verlaufenden Zellreihen zusammengesetzter Gewebecomplex hervor, der zunächst aus gleichartigen Zellen besteht. Einzelne Zellreihencomplexe aber verlieren bald ihren reichen Plasmagehalt und bleiben auch im Wachsthum hinter den anderen zurück — es treten lufterfüllte Intercellularräume zwischen ihnen



(B. 428.) Fig. 107.
Sporangienentwicklung von *Ophioglossum vulgatum* im Querschnitt des Sporophylls 3 schwach vergrössert, f fertiler Blatttheil (Sporophyll), st steriler Blatttheil.

auf, und sie werden so bald als Anlage der »*Trabeculae*« — d. h. der Zellreihencomplexe kenntlich, welche das Sporangium durchsetzen, eine Bildung, deren biologische Bedeutung übrigens noch genauer zu untersuchen ist, möglich, dass sie eine wenigstens theilweise ähnliche Rolle spielen, wie die Nährzellen in den Sporogonien von *Riella* (vergl. Bd. II. pag. 353). Die sporogenen Zellreihen trennen gegen die Sporangienwand[1]) hin eine, oder einige wenige Tapetenzellen ab (t, t Fig. 109 III), die anderen Tapetenzellen werden von den angrenzenden Zellreihen geliefert. Die Bildung der Sporen erfolgt auch hier je zu vieren aus einer Mutterzelle.

Anders verläuft die Entwicklung in den Makrosporangien. Hier finden wir auf einem mittleren Entwicklungsstadium keine umfangreichen sporogenen Zellcomplexe, sondern einzelne, im Sporangiumgewebe liegende grosse Zellen: die Mutterzellen der Sporen (Fig. 109 VII), die sich später abrunden, und auf das umgebende Gewebe eine zerstörende Einwirkung ausüben. Die Trabeculae finden sich auch hier. Von den Zellen, in welche das Archespor durch perikline Zellwände getheilt wurde, sind aber nur einzelne der untersten fertil, welche desshalb in das Gewebe des Sporangiums eingesenkt erscheinen[2]), die über demselben gelegenen Zellen bleiben steril — wir wollen sie die Schichtzellen nennen, und werden ähnlichen Gebilden bei den Samenpflanzen wieder begegnen. Auch fehlt es dort nicht an Beispielen für die Bildung der Trabeculae, wenigstens glaube ich so die Scheidewände auffassen zu dürfen, welche in den Pollensäcken einiger Oenothereen (z. B. *Gaura*) auftreten.

---

[1]) Auch die Zellen der letzteren verdoppeln sich sehr häufig, wenngleich nicht so regelmässig wie bei *Lycopodium*.

[2]) Diese »Versenkung« ins Gewebe kehrt auch in den Makrosporangien der Samenpflanzen wieder. Abgesehen von der geschützten Lage, welche die sporogenen Zellen dadurch erhalten, dürfte es auch für die Ernährung der letzteren vortheilhaft sein, wenn sie von einer grösseren Anzahl steriler, später verdrängter Zellen umgeben sind.

Wenden wir uns nun zu den **Samenpflanzen**, so erscheint es geboten, die Entwicklung der Mikrosporangien gesondert von der der Makrosporangien darzustellen, schon desshalb, weil die ersteren sich an die Sporangien der »Gefässkrygtogamen« ganz unmittelbar anschliessen, während bei den Makrosporangien einige Modifikationen stattgefunden haben.

Mikrosporangien der Gymnospermen.

A) Coniferen. Die Mikrosporangien sitzen hier der Hinterseite der Sporophylle auf, nur bei *Taxus* sind sie radiär um dasselbe vertheilt, wie bei *Equisetum*, sie hängen aber nicht, wie bei den letzteren, frei von dem oberen, schildförmigen Theil des Sporophylls herab, sondern sind dem Gewebe desselben eingesenkt, und dasselbe ist der Fall bei den Antheren von *Pinus Larix* und anderen, bei welchen die Pollensäcke längliche Wülste auf der Unterseite die Staubblätter darstellen, während sie bei *Araucaria* etc. als lange Säcke herabhängen. So verschieden aber auch die äussere Ausbildung der Mikrosporangien sein mag, so übereinstimmend mit den Sporangien der Gefässkryptogamen ist doch der Bau und die Entwicklung der Coniferenmikrosporangien. Die letztere ist allerdings nur bei wenigen Formen genauer verfolgt, allein wir haben Grund zu der Annahme, dass sie überall im Wesentlichen dieselbe sein werde. Zwei Beispiele mögen dieselbe erläutern.

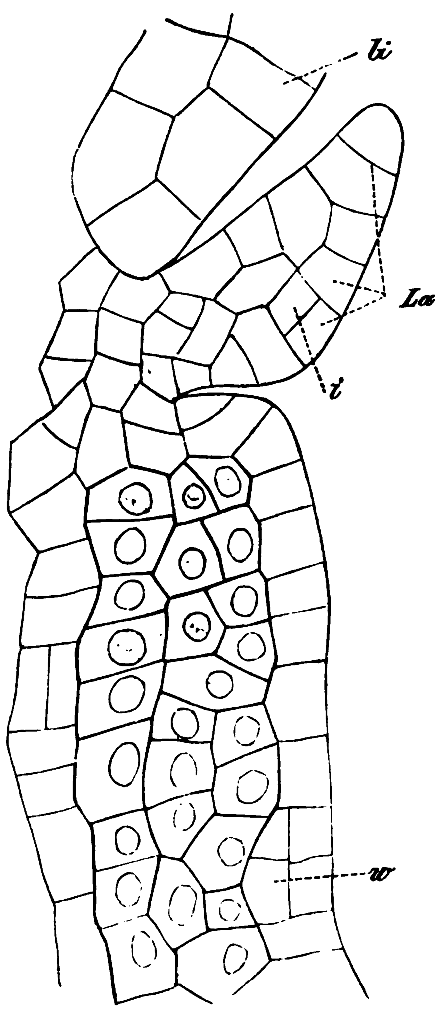


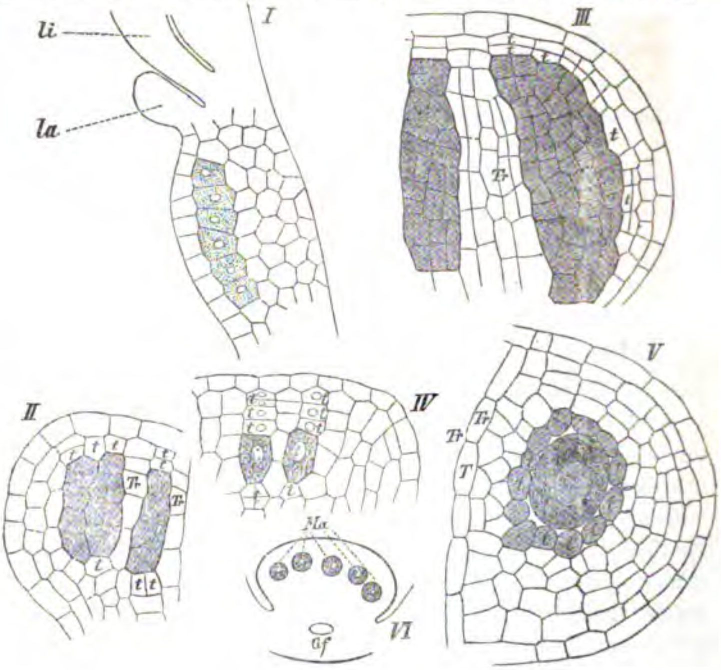
Fig. 108. (B. 429.)

Isoëtes lacustris Längsschnitt durch ein junges Sporangium dessen Archespor sich bereits durch Periklinen und Antiklinen gespalten hat. Bei w hat sich auch die Wandschicht verdoppelt. i unterer Theil der *ligula*, La Lippe (Labium). Als Wucherung aus dem unteren Theil derselben entspringt später der obere Theil des Indusiums (Velums) an der mit i bezeichneten Stelle.

Die Mikrosporangien der Cupressineen stehen auf der Unterseite der Staubblätter in Form ovoider Kapseln[1]), welche in ihrem ersten Entwicklungsstadium bedeckt sind von einem Auswuchs der Staubblattunterseite, welchen ich dem Indusium der Farne an die Seite gestellt habe. Ein Längsschnitt durch ein älteres Mikrosporangium von *Biota orientalis* gleicht sehr dem eines Sporangiums von *Lycopodium* oder *Selaginella;* man findet über einem kurzen dünnen Stiel die Sporangienkapsel, deren Hauptmasse gebildet wird von dem sporogenen Zellgewebe, welches umgeben ist von flach tafelförmigen Tapetenzellen und der, in diesem Falle zweischichtigen Sporangienwand. Die Untersuchung junger Entwicklungsstadien zeigt auch hier, dass (wenn wir vom axilen Längsschnitt ausgehen) das Archespor die Endzelle einer der axilen Zellreihen eines Höckers ist, der sich über die Unterseite des Sporophylls hervorwölbt. Weiterhin theilt sich das Archespor in einen Zellcomplex, von welchem nach oben hin die Tapetenzellen abgetrennt werden, während die den sporogenen Zellcomplex seitlich und unten begrenzenden Tapetenzellen von dem angrenzenden Gewebe geliefert werden.

---

[1]) Die Fig. 103 D stimmt mit dem Längsschnitt eines auf gleicher Entwicklungsstufe stehenden Cupressineen-Pollensackes fast ganz überein.



(B. 430.) Fig. 109.

Sporangienentwicklung von *Isoëtes lacustris*, II—VI Sporangienquerschnitte, Tr *Trabeculae*, das sporogene Gewebe ist schraffirt, II und III Mikrosporangien, IV—VI Makrosporangien. Ma in Fig. Makrosporen, Mutterzelle, an der vier Makrosporen hervorgehen. In V ist die Makrosporen-Mutterzelle isolirt und beginnt das umliegende Gewebe zu zerstören.

Bei *Pinus silvestris* sind die Sporangien in das Gewebe des Sporophylls versenkt, welch letzteres in seinen Jugendstadien wenig von einem jungen Laubblatte abweicht. Die Entwicklung der Sporangien verläuft hier aber ganz analog wie bei *Biota,* nur dass die Tapetenzellen sämmtlich von dem umliegenden Gewebe gebildet werden.

Auch für die Mikrosporangien der Gnetaceen dürfen wir wohl eine ähnliche Entwicklung annehmen[1]), wenngleich ein Archespor hier noch nicht nachgewiesen ist.

---

[1]) Vergl. STRASBURGER, Die Coniferen, pag. 132 ff.

2. Bei den Cycadeen[1]) stimmt schon die äussere Gestalt und Insertion der Mikrosporangien mit den Sporangien mancher Farne, namentlich denen der Marattiaceen überein. Die Mikrosporangien stehen wie die Sporangien der letzteren auf besonderen Gewebepolstern (Placenten), die sich auf der Unterseite eigenthümliche Sporophylle befinden. Ein Durchschnitt durch ein Sporangium (einen »Pollensack«) mittlerer Entwicklung zeigt eine mehrschichtige Sporangienwand und einem, von einer doppelten Lage schmaler, dünnwandiger Tapetenzellen umgebenen sporogenen Zellkomplex. Wie bei manchen Farnsporangien verdicken sich die Wände der äussersten Zellschicht der Sporangienwand besonders stark und bilden, wie Warming hervorgehoben hat, eine Art Ring, wie er sich in ganz analoger Weise auch bei den Marattiaceen findet. Wie dort öffnen sich auch hier die Sporangien durch einen Längsriss. Was die Entwicklung betrifft, so zweifle ich nicht, dass sie ebenso verläuft, wie ich sie bei den Marattiaceen gefunden habe, d. h. dass das sporogene Gewebe hervorgeht aus einem hypodermalen Archespor. Gesehen ist dasselbe bis jetzt nicht, Treub giebt als jüngstes Stadium des sporogenen Gewebes eine Zellgruppe an, die aber, wie ich glaube, aus Theilung einer Archesporzelle hervorgegangen sind.

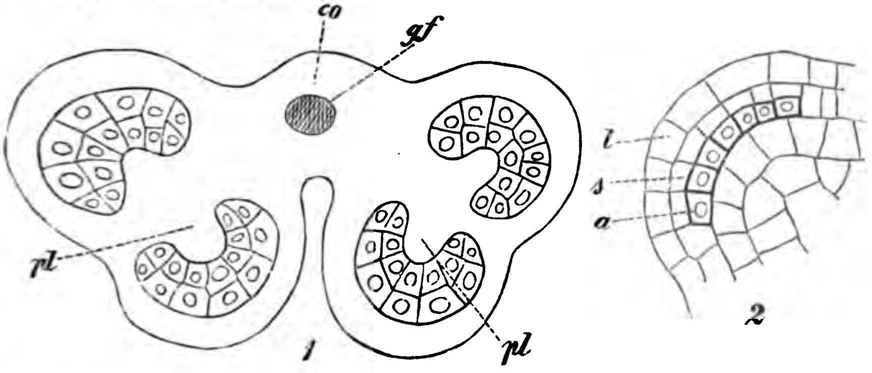


Fig. 110. (B. 481.)

Hyoscyamus albus. Ein Querschnitt durch eine Anthere, kurz vor Isolirung der Pollenmutterzellen, welche in jedem Pollenfach in doppelter Lage vorhanden sind. p Placentoïden, 2 Querschnitt durch eine junge Anthere (schematisch) e Epidermis, s erste Schichtzellenlage, a Archespor.

3. Angiospermen. Sind bei den Cycadeen noch einige Lücken in unserer Kenntniss der Mikrosporangienentwicklung vorhanden, so kennen wir um so besser durch Warming's[2]) ausgezeichnete Untersuchungen die Entwicklung der Angiospermenmikrosporangien.

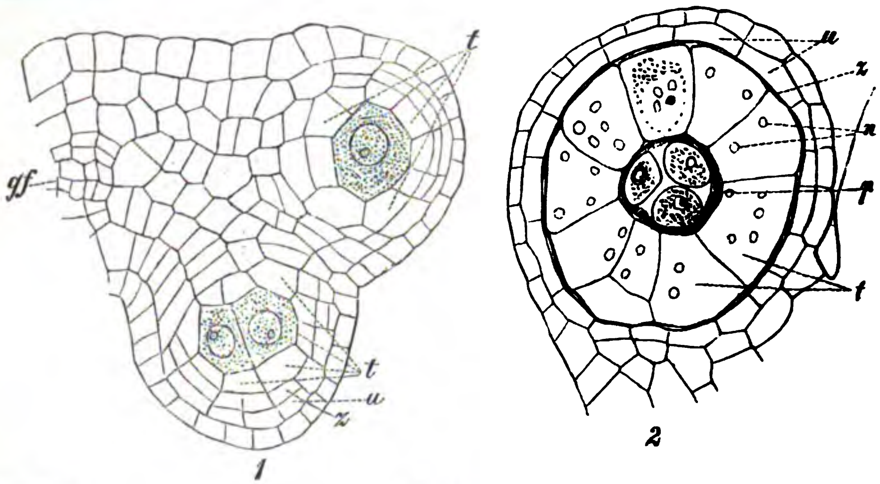
Ein Querschnitt durch den oberen angeschwollenen Theil eines Staubblattes einer mit normalen Antheren versehenen dikotylen oder monokotylen Pflanze zeigt früh schon einen vierkantigen Querschnitt — den vier Stellen entsprechend, an denen die Pollensäcke (»Lokulamente«), d. h. die Mikrosporangien auftreten (vergl. Fig. 110, 1). Die Antherenanlage besteht zu dieser Zeit aus embryonalem

---

[1]) Warming, Bitrag til Cycadeernes Naturhistorie (K. D. Vidensk. Selsk. Forhandl. 1879. Ceratozamia brevifrons u. robusta). Treub, recherches sur les Cycadées (Zamia muricata) Ann. du jard. botan. de Buitenzoorg, vol. II, pag. 52. s. auch Ann. des scienc. nat. botanique, 1882. pag. 212 ff.

[2]) Warming, Untersuchungen über Pollen bildende Phyllome und Kaulome; Hanstein botan. Abhandl. II. Bd. 2. Heft.

Gewebe (»Urmeristem«), welches überzogen ist von der Epidermis. Wie Warming nachgewiesen hat, geht das Archespor sowohl als die das sporogene Gewebe später nach aussen hin umgebenden Wandschichten hervor aus einer unter der Epidermis liegenden Zellreihe oder Zellschicht. Es theilt sich nämlich in jeder der vier Staubblattkanten eine unter der Epidermis liegende (hypodermale) Zellreihe oder Zellschicht durch perikline Wände (Fig. 110, 2). Von den dadurch entstandenen Zellen stellen die nach innen hin gelegenen das Archespor, die äusseren die Schichtzellen vor, die sich nun noch weiter durch perikline Wände spalten. Die innersten der aus ihnen hervorgegangenen Zellen gestalten sich später zu Tapetenzellen (t, t, Fig. 101 u. 111), während die anderen Tapetenzellen von den dem Archespor nach innen angrenzenden Zellen geliefert werden. Es ergeben sich die geschilderten Vorgänge, welche in allen Einzelnheiten denen der oben für die Sporangien der Gefässkryptogamen geschilderten entsprechen schon aus der Vergleichung der Figuren.



(B. 432.) Fig. 111.

Knautia arvensis. Antherenquerschnitte. 1 jüngeres, 2 älteres Stadium, in welch letzterem die nur in Einzahl auf dem Querschnitt vorhandene) Pollenmutterzelle p, sich bereits in vier Tochterzellen getheilt hat. t Tapetenzellen, u und z Schichtzellen, von denen z zusammengedrückt wird, u die Faserschicht der Wand bildet. In 2 sind die Tapetenzellen mehrkernig.

Bei *Hyoscyamus* ist, wie die Fig. 110, 2 zeigt, das Archespor eine Zellreihe. Das sporogene Gewebe, welches aus demselben hervorgeht, ist nicht sehr umfangreich, es besteht nur aus zwei Zelllagen und ist bogenförmig gekrümmt, so dass das Gewebe des Staubblattes in den Pollensack hineinragt. Diese Gewebepartien sind von Chatin[1]) als »Placentoiden« bezeichnet worden, sie haben aber mit einer wirklichen Placenta nichts gemeinsam. Viel umfangreicher ist das sporogene Gewebe entwickelt bei *Symphytum* (Fig. 101), es geht auch hier aus einer Zellschicht (die im Querschnitt aus nur wenigen Zellen besteht) hervor (vergl. Warming's Figuren von *Symphytum orientale,* a. a. O. Taf. 3 Fig. 1—8). Dagegen finden sich auch Fälle, in welchen die Archesporzellen direkt zu Pollenmutterzellen werden. So bei *Knautia arvensis* (Fig. 111). Das Archespor ist hier eine Zellreihe, die Zellen derselben verdoppeln sich in einigen Pollensäcken durch eine Längswand (selten zwei), so in Fig. 111, 1 unten, und die beiden dadurch entstandenen Zellreihen werden nun zu Pollenmutterzellen, in anderen Fällen aber (Fig. 111, 2) unterbleibt diese Theilung und die Archesporzellen werden direkt zu Pollenmutterzellen.

---

[1]) Chatin's Werk »de l'anthère« habe ich nicht vergleichen können, der Name »Placentoiden« ist ganz überflüssig.

Es ist in Fig. 111, 1, die äussere Umhüllung des Pollensacks gebildet von vier Zellschichten: den Tapetenzellen (t), zwei Lagen von Schichtzellen (u und z) und der Epidermis. Dass äussere Tapetenzellen und Schichtzellen aus Spaltung einer Zellenlage hervorgegangen sind, ist noch deutlich erkennbar. Die untere Schichtzellenlage (u) wird von den Tapetenzellen, die sich, wie Fig. 111, 2 zeigt, sehr vergrössern, später zusammengedrückt, die äussere bildet sich hier, wie bei vielen anderen Pollensäcken zur fibrösen Zellschicht (dem Endothecium) um. Die Zellenwände derselben sind auf ihrer Innenseite mit Verdickungsfasern1) besetzt. Es spielen diese (übrigens nicht bei allen Antheren vorhandenen) fibrösen Zellen eine Rolle bei dem Aufspringen der Staubbeutel; indem die Epidermis sich stärker beim Austrocknen zusammenzieht als die mit Verdickungsleisten versehenen Endothecium-Zellen entsteht eine Spannung, welche die Antherenwand an ihrer schwächsten Stelle, und diese pflegt der Trennungswand zwischen den beiden Pollenstöcken einer Antherenhälfte gegenüberzuliegen, aufreisst. Die erwähnte, aus mehreren Zellanlagen bestehende Trennungswand ist vorher schon entweder ganz oder nur in ihrem unteren Theile zerstört (vergl. Fig. 111, 2).

Die Tapetenzellen werden auch hier, etwa um die Zeit, wo die jungen Pollenkörner sich isoliren, aufgelöst. Vorher findet vielfach eine Vermehrung der Zellkerne in ihnen statt (Fig. 111, 2), welche in den von STRASBURGER3) untersuchten Fällen durch Fragmentation erfolgt. Das Protoplasma der Tapetenzellen wird von den heranwachsenden Pollenkörnern (Mikrosporen) aufgebraucht.

Die oben angeführten Beispiele werden genügen, um die Uebereinstimmung der Pollensackentwicklung mit der Sporangienentwicklung darzuthun, die mannigfachen Einzelfälle in der Ausbildung der Antherenwand, der Tapetenzellen etc. können wir hier um so eher ausser Betracht lassen, als sie organographisch von nur untergeordnetem Interesse sind.

Dass bei einigen der von WARMING untersuchten Pflanzen, (*Zannichellia*, *Gladiolus*, *Ornithogalum*, *Funkia ovata*, *Eschholtzia californica*, *Tropaeolum* Zweifel über die erste Differenzirung des Archespors blieben, kann den vielen klaren Fällen gegenüber zunächst nicht in Betracht kommen, möglich ist es ja auch, dass zuweilen mehr als eine Zellschicht sich zum Archespor gestaltet4), wenigstens giebt für *Tropaeolum* WARMING ein solches Verhalten an; ich gestehe aber, dass nach seinen Figuren mir die Zurückführung dieses Falles auf das gewöhnliche Schema keineswegs ausgeschlossen erscheint, namentlich wenn man annimmt, dass im Archespor sehr unregelmässig gestellte Theilungswände auftreten.

Die Stellung der Pollensäcke am Staubblatt der Angiospermen ist eine im Allgemeinen sehr übereinstimmende, obwohl sie im fertigen Zustand oft eine bei den einzelnen Formen recht differente zu sein scheint. Abgesehen von einigen Fällen, in welchen durch Verkümmerung5) etc. die Zahl der Pollenfächer eine

---

1) Bei einigen anderen Antheren sind die fibrösen Zellen viel zahlreicher und bilden mehrere Schichten.

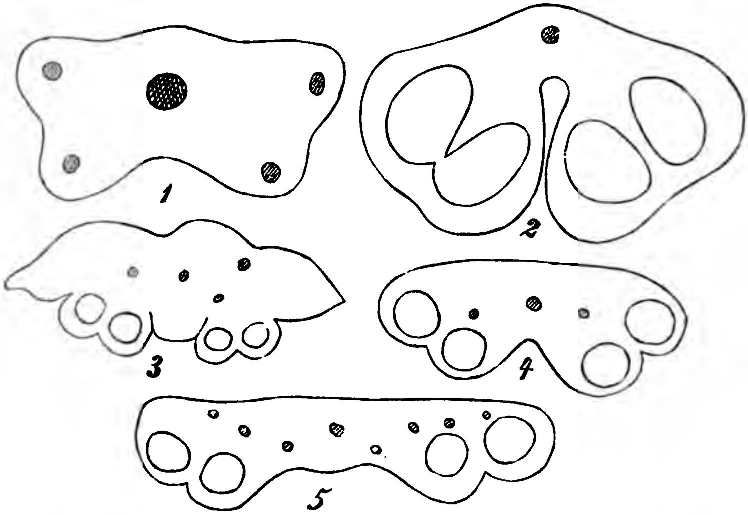
2) Ihre Zellen scheinen zusammengedrückt, der Inhalt verschwunden oder unkenntlich.

3) STRASBURGER, Ueber Bau und Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882. pag. 88.

4) Aehnlich ist ja auch das Archespor in den *Jungermannia*-Sporogonien nicht immer eine Zellschicht, sondern nach LEITGEB in einigen Fällen ein Zellkörper (vergl. Bd. II. pag. 354).

5) So kommen bei *Asclepias* nur die beiden der Vorderseite des Staubblattes angehörigen Fächer zur Anlegung. Bei einigen Orchideen (*Stanhopea*, *Trichopilia suavis*) sind die Antheren

kleinere oder durch Verwachsung etc. eine grössere ist, werden an dem jungen Staubblatt, dessen oberer, zum Staubbeutel werdender Theil vierkantig anschwillt, zwei hintere und zwei vordere Pollenfächer angelegt. Diese Stellung[1]) wird bei einer Anzahl Familien auch ferner beibehalten: die Antherenfächer sind deutlich so angeordnet, dass sie den vier Kanten des Staubblattes entsprechen. So bei Sambuceen, Papaveraceen, Ranunculaceen u. a.



(B. 433.)

Fig. 112.

Antherenquerschnitte 1 und 2 *Iris Pseudacorus*. 1 Sehr junge Anthere (Anfang Oktober vor der Blüthe), in welcher die Pollensäcke eben angelegt sind, 2 fast fertige Anthere im Juli. Die (nicht gezeichneten) Pollen sind ausgebildet, die Trennungswand zwischen den beiden Pollensäcken links theilweise schon zerstört. 3 *Nuphar luteum*, 4 u. 5 *Nymphaea alba*, Querschnitte derselben Anthere, 4 etwas oberhalb der Antherenmitte, 5 aus dem unteren Theil der Anthere, 1 ist viel stärker vergrössert als 2; 2, 3, 4, 5 sind bei derselben schwachen Vergrösserung gezeichnet. — Die reifen Irisantheren besitzen ein vorne aus 2, hinten aus 4—5 Schichten bestehendes Netzfasergewebe. — Die Epidermiszellen der Antherenwand bleiben da, wo dieselbe später aufreisst sehr klein und werden von den benachbarten, die papillenförmig auswachsen, überwölbt.

Uebrigens findet keineswegs bei allen Angehörigen einer Familie dieselbe Stellung der Pollensäcke statt. Bei den meisten Angiospermen schneiden sich die Längstheilungsebenen der beiden Antherenhälften unter einem Winkel von 100—120°, so dass zwei Pollensäcke vorn, zwei seitlich stehen (Fig. 110 u. 111). So bei Compositen, Campunulaceen, Dipsaceen, Valerianeen etc. In einer letzten

---

nur scheinbar zweifächerig, sie sind vierfächerig angelegt, das sporogene Gewebe je zweier Fächer verdrängt aber frühzeitig die trennenden Zellschichten (vergl. ENGLER l. i. c.

[1]) Vergl. über die Stellungsverhältnisse der Pollensäcke, ENGLER, Beitrag zur Kenntniss der Antherenbildung der Metaspermen, PRINGSHEIM's Jahrb. X. — Es scheint mir von sehr wenig Belang zu sein, ob man — was am wahrscheinlichsten scheint — annimmt, dass zwei Pollensäcke des Staubblattes dem Blattrand, zwei der Blattoberseite angehören, oder ob man zwei Pollensäcke der Blattober-, zwei der Blattunterseite zuzählt, also den Blattrand zwischen je zwei Pollensäcken eine Antherenhälfte sich verlaufen denkt. Es ist auf derartige Stellungsverhältnisse im Allgemeinen sehr wenig Gewicht zu legen und bei den Staubblättern der Angiospermen treten so frühe schon Abweichungen von der Gestaltung der Laubblätter ein, dass die Entscheidung der genannten Frage mit Sicherheit kaum durchführbar erscheint.

Kategorie geht die Verschiebung der Pollensäcke noch weiter, es scheinen dieselben alle vier entweder auf der Innenseite (gegen das Blüthencentrum hin) zu stehen (introrse Antheren) oder auf der Aussenseite (extrorse) Antheren. An Uebergängen zu den oben genannten Insertionsarten fehlt es natürlich auch hier nicht. Introrse Antheren finden sich z. B. bei Nymphaeaceen (Fig. 111, 3—5), Juglandeen, Cornaceen, Orchideen, Zingiberaceen, extrorse bei Irideen (Fig. 113, 1, 2), Calycanthaceen, Tamariscineen, Aristolochieen u. a. Allein auch in diesen scheinbar so abweichenden Fällen zeigen die jugendlichen Stadien die gewöhnliche Stellung der Pollensäcke. Es geht dies aus der Vergleichung von Fig. 112, 1 mit Fig. 112, 2 hervor: die ursprüngliche Stellung der Pollensäcke ist die, dass zwei auf der Hinter-, zwei auf der Vorderseite liegen, die starke Entwicklung der Connectiv-Innenseite hat alle vier Pollensäcke auf die Aussenseite verschoben. Ganz analog ist die Entwicklung jedenfalls bei den extrorsen Antheren, von denen die von *Nuphar* besonders auffallend sind (Fig. 112, 3). Das Beispiel von *Nymphaea* zeigt, dass innerhalb ein und derselben Anthere die Entwicklung eine verschiedene sein kann (Fig. 112, 4, 5).

Erwähnt sein mag noch, dass bei einigen Onagrarieen die Pollensäcke durch Querplatten von sterilem Gewebe in über einander stehende Fächer abgetheilt sind.[1] Bei *Clarkia* z. B. sind vier bis fünf, bei *Gaura biennis* sechs Theilfächer vorhanden, während andere Onagrarieen wie gewöhnlich einfache Fächer haben, so *Epilobium*, *Oenothera*, *Godetia* u. a. Es mag das Verhältniss hier angeführt sein, da es an das Vorkommen der »Trabeculae« in den *Isoëtes*-Sporangien erinnert, nur dass diese das Sporangium nicht in Fächer abtheilen, sondern dasselbe nur als Balken durchsetzen.

Auf die morphologische Deutung der Staubblätter brauchen wir hier nicht einzugehen, denn es ist klar und geht aus der ganzen obigen Darstellung hervor, dass die Staubblätter nur in relativ untergeordneten Punkten von anderen Sporophyllen abweichen. Wir müssen es also für einen durch die einseitige Berücksichtigung der Missbildungen veranlassten Irrthum halten, wenn z. B. A. Braun[2]) sagt: »Zahlreiche Beobachtungen an in Laubblatt übergehenden Staubblättern, sowie auch an manchen petaloidisch afficirten Staubblättern weisen darauf hin, dass die vier Staubsäcke einer Anthere nicht einer einfachen, sondern einer durch Emergenz verdoppelten und dadurch vierflügeligen Blattspreite angehören, die zwei vorderen (der Mittellinie der Bauchseite näheren) den Emergenzflügeln, die zwei hinteren (entfernteren) den ursprünglichen Blattflügeln[3]).« Es wurde bereits in dem allgemeinen Theil darauf hingewiesen, dass die erwähnten Missbildungen zu einem solchen Schlusse nicht berechtigen (pag. 118), der auf die Staubblätter der Cycadeen und Coniferen zudem gar nicht anwendbar ist, obwohl deren Analogie mit denen der Angiospermen nicht in Abrede gestellt werden kann. Wenn ein anderer Schriftsteller aus *Ophioglossum* die angiospermen Staubblätter hypothetisch abzuleiten sucht: »es entstand aus einem den Ophioglosseen und zwar *Ophioglossum* nächst stehenden Sporenblatte einerseits durch Verschmelzung der einzelnen Fächer zu einem Antherenfache und durch congenitales

---

[1]) Daniel Popoviciu Barcianu, Unters. über die Blüthenentwicklung der Onagraceen. Dissert. Leipzig 1874. pag. 21.

[2]) A. Braun, Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen. Monatsber. der Berliner Akad. 1875.

[3]) »Vierflügelige« Blätter finden sich übrigens gelegentlich auch in der vegetativen Region, ein sehr auffallendes derartiges Gebilde fand ich z. B. einmal bei *Halianthus peploïdes*.

Zusammenwachsen beider Spreiten die Anthere« — so ist das ein Beispiel für die auf pag. 125 erwähnten »rêves de l'imagination.«

Entwicklungsgeschichte der Makrosporangien (Samenknospen) der Samenpflanzen.

Dass die Pollensäcke der Samenpflanzen nichts anderes sind, als Mikrosporangien, deren Mikrosporen statt Antheridien zu bilden die Befruchtung durch die Pollenschläuche bewerkstelligen, geht aus der obigen Darstellung zur Genüge hervor. Hofmeister's vergleichende Untersuchungen haben nun dargethan, dass bei den Coniferen das Homologon der Makrospore der »Embryosack« ist. Wie eine Makrospore von *Isoëtes* füllt er sich mit Prothalliumgewebe, das typisch gebaute Archegonien[1]) erzeugt, deren Eizellen durch die Pollenschläuche befruchtet werden. Nur werden diese Makrosporen nicht, wie bei *Isoëtes* aus dem Makrosporangium entlassen, sondern bleiben in demselben eingeschlossen. Das den Embryosack erzeugende Organ wurde soeben als »Makrosporangium« bezeichnet, die Berechtigung dieser Bezeichnung ergiebt sich eben daraus, dass der Embryosack eine Makrospore ist. Der Embryosack wird erzeugt in der Samenknospe, die sich später, nach der Befruchtung zum Samen gestaltet. Sie besteht in typischen Fällen aus einer durch ein oder zwei »Integumente« gebildeten Umhüllung, dem von diesen umschlossenen »Knospenkern« oder Nucellus und dem Stiele oder Funiculus. Die Integumente lassen an dem Scheitel der Samenknospe einen engen Gang, die Mikropyle, frei. Aus ihnen entsteht die Samenschale nach der Befruchtung. Sie haben die doppelte Aufgabe einmal das ebengenannte schützende Gewebe des Samens zu bilden, und dann die Leitung des Pollenschlauches zum Embryosack durch Bildung der Mikropyle zu sichern. Vergleicht man nun eine Samenknospe mit einem Makrosporangium der Gefässkryptogamen, so kann die Frage nur die sein: ist die ganze Samenknospe einem Makrosporangium homolog, oder nur ein Theil derselben, der Knospenkern oder Nucellus. Die anderen, daran sich anschliessenden Fragen sind von geringerer Bedeutung. Die Beantwortung der eben aufgestellten Frage wird sich aus der Entwicklungsgeschichte ergeben. Sie lässt sich aber mit einiger Wahrscheinlichkeit auch schon aus den fertigen Zuständen entnehmen. Fig. 113 stellt den Längsschnitt einer Cycadeen-Samenknospe dar. Vergleichen wir dieselbe mit einem Sporangium, so finden wir den wichtigsten Theil eines solchen in dem sporogenen Gewebe (Sp) von welchem eine Zelle dem Embryosack den Ursprung giebt. In dem oberen Niveau dieses sporogenen Gewebes geht das Integument (Int) ab. Denken wir uns in einem Sporangium den obern Theil der Wandschicht sehr verstärkt, und aus ihm eine wallartige, oben einen engen Gang, die Mikropyle, freilassende Wucherung hervorgegangen, so erhalten wir ein dem eben beschriebenen analoges Bild. Wir werden also jetzt schon mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass die ganze Samenknospe einem Makrosporangium homolog ist, und dass das Integument diesem gegenüber eine Neubildung darstellt, die in den besprochenen Falle vor allem zur Herstellung der Mikropyle wichtig ist. Die Entwicklungsgeschichte stimmt ganz damit überein. Sie soll für die Gymnospermen und Angiospermen an einigen Beispielen erläutert werden.

A) Samenknospenentwicklung der Cycadeen. Die allgemeinen Formverhältnisse der Cycadeensamenknospen erhellen aus der Fig. 113. Die Samen knospen stehen bei *Cycas* bekanntlich in Mehrzahl am Rande eigenthümlich ausgebildeter, aber in ihrer Gliederung im Wesentlichen mit den Laubblättern übereinstimmender Fruchtblätter (Sporophylle), während sie bei den übrigen Gattungen zu zweien (ebenfalls randständig) an eigenthümlich schuppenförmigen Fruchtblättern sich befinden. Die Seltenheit des Untersuchungsmateriales bringt es mit sich, dass wir über die Samenknospenentwicklung hier noch nicht in allen Einzelnheiten so gut unterrichtet sind, wie bei den Angiospermen, doch haben die Untersuchungen von WARMING[1]) und TREUB[2]) interessante Resultate zu Tage gefördert, deren Ergänzung wir wohl hoffen dürfen, seit man begonnen hat, auch in den Tropengegenden die Pflanzen entwicklungsgeschichtlich und biologisch zu untersuchen.

---

[1]) Sie führten früher den von R. Brown aufgestellten Namen »*Corpusculum*«.

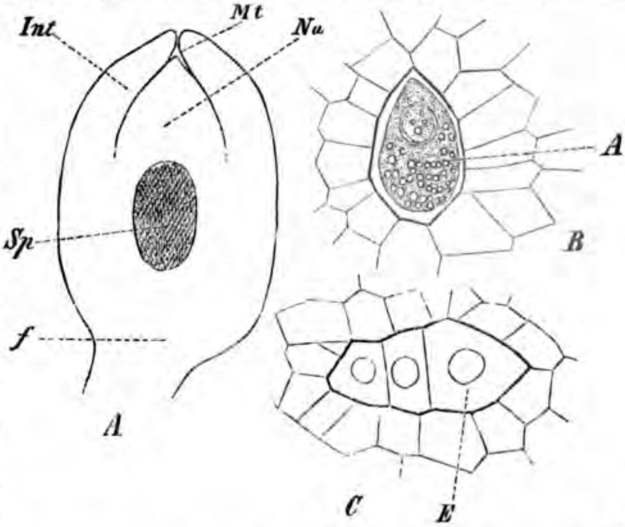


Fig. 113. (B. 434.)

Ceratozamia longifolia (nach TREUB), A medianer Längsschnitt durch eine junge Samenknospe Mi Mikropyle, Int Integument, Nu Nucellus, f funiculus, Sp sporogenes Gewebe (schraffirt) schwach vergr., B Embryosackmutterzelle (A) aus dem sporogenen Gewebe C Theilungen derselben (die Figur ist gegen A und B um 90° gedreht), die unterste, mit E bezeichnete Zelle wird zum Embryosack. (B. u. C. stark vergrössert.)

Am weitesten zurück gehen TREUB's Untersuchungen an *Ceratozamia longifolia*, die wir desshalb hier zum Ausgangspunkt wählen, sie bestätigen und ergänzen WARMING's Angaben. Die Sporophylle, oder Fruchtblätter resp. Carpelle sitzen der Zapfenspindel der weiblichen Blüthe anfangs mit breiter Basis auf, später verschmälert sich die letztere zu einem stielartigen Träger. Je eine Samenknospe entspringt dem Rand der Schuppe da, wo sie in ihre Insertionszone übergeht. Hier zeigt das Gewebe meristematische Beschaffenheit, es bilden sich zwei Auswüchse, die wir als die Anlagen zweier Samenknospen betrachten. Ein Längsschnitt durch dieselben zeigt nun ein ganz ähnliches Bild wie ein Querschnitt durch ein junges *Ophioglossum*-Sporangium: man findet unter der Epidermis eine Gruppe sporogener Zellen, hervorgegangen, wie wir mit Sicherheit annehmen dürfen, aus der Theilung von einer, oder einigen wenigen Archesporzellen. Das Auftreten derselben ist also die erste Differenzirung in der Samenknospenanlage: dieselbe unterscheidet sich zu dieser Zeit in nichts Wesentlichem von einer *Ophioglossum*-Sporangiumanlage. Zwischen der Epidermis und dem sporogenen Zellkomplex liegt eine Zellschicht (oder mehrere), die später eine abweichende Ausbildung erfährt, indem sie nicht mit in die Bildung des sporogenen Zellkomplexes eintritt, es sollen die Zellen derselben als Schichtzellen bezeichnet werden. An älteren Stadien treten zwei Veränderungen ein; es bildet sich durch

---

[1]) WARMING, undersogelser og betragtninger over Cycaderne (K. D. Vidensk. Selsk. Forh. Kjöbenhavn 1877, mit franz. Resumé; id. Bidrag til Cycadeernes Naturhistorie. ibid. 1879.

[2]) vergl. pag. 395.

Wachsthum und Spaltung der Schichtzellen eine den sporogenen Zellkomplex bedeckende Wucherung, und gleichzeitig erhebt sich um dieselbe ein Ringwall, die Anlage des Integuments. Die erwähnte Wucherung ist die Anlage des Nucellus, die nun ebenso wie das Integument heranwächst, auch die Zellenzahl des sporogenen Zellkomplexes nimmt zu, derselbe grenzt sich schärfer ab und ist umgeben von engen, in die Länge gestreckten Zellen[1]), von denen es aber fraglich erscheint, ob sie als den Tapetenzellen homolog betrachtet werden dürfen. Etwa in der Mitte desselben findet man eine grosse Zelle; die »Embryosackmutterzelle« (Fig. 113, B), sie theilt sich successive in gewöhnlich drei Zellen, Fig. 113, C, von denen die unterste die anderen verdrängend zum Embryosack heranwächst. Ganz ebenso wie eine junge Makrospore von *Isoëtes* z. B. übt der junge Embryosack nun eine zerstörende Einwirkung auf das umliegende Zellgewebe aus, er verdrängt den sporogenen Zellkomplex geradeso wie in einem *Selaginella*-Makrosporangium eine Makrosporenanlage alle übrigen verdrängt. Sogar die Membran des Embryosackes stimmt mit der einer Spore überein, sie ist in zwei Schichten differenzirt und cutikularisirt. Wenn der Embryosack (die Makrospore) herangewachsen ist, füllt er sich mit Prothallium (das ohne Zweifel ganz ähnlich wie das in einer Makrospore von *Isoëtes* vorhandene durch freie Zellbildung entsteht) und dieses erzeugt die weiblichen Geschlechtsorgane: die Archegonien. Als Besonderheit der Cycadeensamenknospen, die sich (wenngleich nicht so auffallend), aber auch bei einigen Coniferen findet, sei schliesslich noch hervorgehoben, dass sich in dem Nucellus durch Resorption unterhalb der Mikropyle frühe schon eine Aushöhlung, die Pollenkammer, bildet, deren Funktion schon in ihrem Namen angedeutet ist.

B. Bei den **Coniferen** treffen wir in einigen Fällen Strukturverhältnisse der Samenknospen an, die den für die Cycadeen geschilderten in wichtigen Beziehungen entsprechen. Es findet sich z. B., wie ich früher beschrieben habe, in Samenknospen mittlerer Entwicklung von *Callitris quadrivalvis* und *Cupressus sempervirens* ein »sporogener Zellcomplex« wenngleich nicht so umfangreich, wie der der Cycadeen, und eine sich vergrössernde Zelle desselben wird zum Embryosack[2]). Leider sind die ersten Entwicklungsstadien der Samenknospen auch hier unbekannt[3]), genauer untersucht sind dieselben nur für Formen, bei denen der sporogene Zellcomplex ein viel mehr reducirter ist. Wir dürfen wohl auch bei den Coniferen annehmen, dass die Anlage des sporogenen Zellcomplexes (resp. des Archespors) der der Integumente vorhergeht.

Am Genauesten kennen wir durch Strasburger die Entwicklung der Samenknospen von *Larix europaea* — freilich auch hier keineswegs lückenlos. In der Fig. 114 ist die dunkel gehaltene Zelle das Archespor, resp. die Mutterzelle des Embryosacks. Sie entstand offenbar dadurch, dass eine hypodermale Zelle sich vergrösserte, und nach oben hin eine Zelle abtrennte, die Schichtzelle (s). Die Epidermiszelle über derselben hat sich getheilt, und ebenso findet auch Wachsthum und Spaltung in der Schichtzelle und den seitlich angrenzenden steri n Zellen statt, so dass die Embryosackmutterzelle in das Gewebe der Samenkno e versenkt wird. Die erstere theilt sich in eine grössere untere und eine kleinere obere Zelle, welch letztere sich noch einmal spaltet. So entsteht also ein hier nur dreizelliger sporogener Zellcomplex, dessen unterste grössere Zelle die andern verdrängend zum Embryosack wird, der sich bedeutend vergrössert und mit Prothallium füllt. Ganz ähnlich, wie bei den Cycadeen, kommt also bei *Larix* (und ähnlich verhalten sich auch andere Abietineen) der Nucellus zu Stande durch Wachsthum und Spaltung der Schichtzellen und der Epidermiszellen[1]) der Samenknospe, Zellcomplexe, die in den Sporangien der Gefässkryptogamen zur Sporangienwand gehören: der freie Theil des Nucellus kommt also hier zu Stande durch eine mächtige Ausbildung der Sporangienwand, während das Integument dem Sporangium gegenüber eine Neubildung darstellt. Bei *Taxus, Gingko, Thuja, Gnetum Gnemon* finden sich nach STRASBURGER mehrere »Embryosackmutterzellen«. Es muss hier, wie bei *Rosa*, da die allerjüngsten Zustände nicht bekannt sind, dahingestellt bleiben, ob diese »Embryosackmutterzellen« zusammen ein wenigzelliges (aus einer Zellreihe resp. Zellschicht bestehendes Archespor) darstellen, oder schon ein sporogenes, aus Theilung eines einzelligen Archespors hervorgegangenes Gewebe. Es entwickelt sich aus diesen Embryosackmutterzellen (die, wie es scheint, nur n h eine Zweitheilung erf ren) aber nur ein Embryos k, wenngleich zuweilen mehrere angelegt, aber von dem einen, stärker w hsenden verdrängt werden.

---

[1]) Vergl. das über die *Ophioglossum*-Sporangien oben Angegebene.

[2]) Ob direkt, oder wie bei der oben beschriebenen Cycadee liess sich bei dem untersucl n Material nicht entscheiden; gesehen wurde von Theilungen der »Embryosackmutterzelle« nic ,

[3]) Doch glaube ich für *Cupr. sempervirens*, soweit das dürftige mir vorgelegene Mate l ein Urtheil gestattet, den sporogenen Zellkomplex seiner Abstammung nach auf ein 1—2zell s hypodermales Archespor zurückführen zu können.

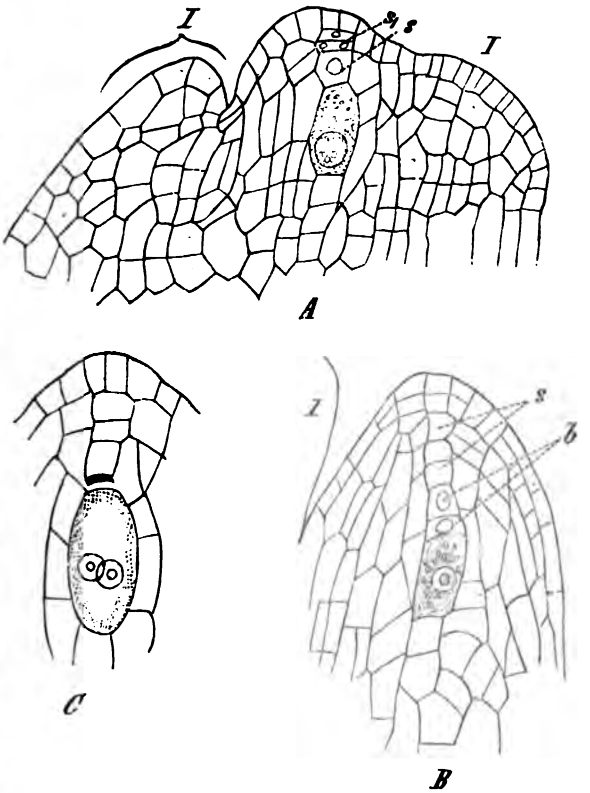


Fig. 114. (B. 485.)

Embryosack-Entwicklung von *Larix europaea*, nach STRASBURGER. A Längsschnitt durch eine junge Samenknospe mit Integumentanlage. I; s, s Schichtzellen (s_1 aus Spaltung einer Epidermiszelle entstanden). Das Archespor (die Embryosackmutterzelle) fällt auf durch ihre Grösse, ihren Stärkegehalt und ihren grossen Zellkern. (Anfang März) B Längsschnitt durch eine ältere Samenknospe. Aus der Embryosackmutterzelle sind drei Zellen hervorgegangen, die zwei oberen (b) werden später verdrängt. Die Zahl der Schichtzellen hat sich vermehrt. In C sind die beiden oberen Zellen verdrängt, die untere wird zur Makrospore (Embryosack), deren Kern sich verdoppelt hat.

Die äusseren Formveränderungen der Samenknospen und andere Entwicklungsgänge, die für den Nachweis der Homologie von Sporangium und Samenknospe nicht wesentlich sind, können hier übergangen werden. Die Auffassung der geschilderten Entwicklungsvorgänge ist grösstentheils schon in der Beschreibung gegeben. Fraglich kann nur sein, wie die Theilungen der Embryosackmutterzelle aufzufassen sind. Entsprechen sie den Theilungen einer Sporenmutterzelle in Sporen (resp. Specialmutterzellen derselben) oder entspricht die zum Embryosack werdende Zelle, welche die andern verdrängt, einer ungetheilt bleibenden, direkt zur Spore werdenden Sporenmutterzelle? Im letzteren Falle sind die einzelnen Zellen, in welche die »Embryosackmutterzelle« zerfällt, Zellen des sporogenen Zellcomplexes, und die Bildung der Makrosporen bei den Samenpflanzen unterscheidet sich von der der Mikrosporen (und der Sporen der »Gefässkryptogamen«) dadurch, dass die für die Sporenbildung sonst charakteristische Viertheilung der Mutterzellen hier unterbleibt. Auf Grund von Erwägungen, die bei Besprechung der Samenknospenentwicklung der Angiospermen noch näher zu berühren sein werden, habe ich früher die letztere Ansicht aufgestellt, und finde auch nach den neueren Untersuchungen nichts, was gegen sie sprechen würde. Eine Consequenz derselben ist die Bezeichnung der Embryosackmutterzelle als »Archespor« in Fällen wie *Larix* etc. Es kann zwar, wie die Entwicklung einiger Angiospermenpollensäcke zeigt (Fig. 111), die Archesporzelle auch direkt zur Sporenmutterzelle werden, bei den Makrosporangien der genannten Coniferen dagegen geht nach unserer Auffassung aus derselben vielmehr ein mehr oder weniger reducirter sporogener Zellcomplex hervor, während die übrigen Zellen der Samenknospe steril bleiben, ebenso wie in einem *Isoëtes*-Makrosporangium die Mehrzahl der Zellen steril bleibt, ohne auch nur den Charakter von Sporenmutterzellen zu gewinnen, der den von den Makrosporen verdrängten Zellen im Sporangium der heterosporen Farne noch zukommt.

---

[1]) Ich sehe keinen Grund ein, irgend welchen Unterschied zu machen zwischen den von »Embryosackmutterzelle« abgegebenen Schichtzellen (Tapetenzellen WARMING's und STRASB ER's) und den durch Spaltung der Epidermis entstandenen.

C. Der Ursprungsort det Angiospermensamenknospe¹) ist bei der oben gegebenen Schilderung der Fruchtknotenentwicklung mehrfach berührt worden, hier genüge es desshalb, darauf zu verweisen, obwohl die Mannigfaltigkeit der Fälle in der erwähnten Darstellung keineswegs erschöpft ist. Es geht aber aus derselben soviel hervor, dass der Ursprungsort der Samenknospen ein verschiedener ist, sie gehören in der Mehrzahl der Fälle den Fruchtblättern resp. den von diesen gebildeten Placenten an, in andern entspringen sie auf einer von der Blüthenachsenspitze gebildeten Centralplacenta (Primulaceen) oder entstehen einzeln als terminale Neubildung auf der Blüthenachsenspitze, ähnlich wie das erste Antheridium einer männlichen Laubmoosblüthe. Im Folgenden halten wir uns zumeist an die Fälle, in denen die Samenknospen den Fruchtblättern oder wandständigen Placenten entspringen.

Die Samenknospen-Anlagen treten auf denselben hervor in Form kleiner Zäpfchen oder Höcker, deren Längsachse anfangs gerade ist, später, gewöhnlich kurz vor dem Auftreten der Integumente zeigen die Samenknospenanlagen vieler Pflanzen ein ungleichseitiges Wachsthum, das zu einer Krümmung der Längsachse führt und die Lagenverhältnisse einleitet, die sich bei anatropen, kampylotropen etc. Samenknospen finden²). Nur in sehr seltenen Ausnahmefällen gehen die Samenknospenanlagen aus der äussersten Zellschicht hervor. So nach den Abbildungen Hofmeister's bei *Balanophora* (Fig. 95). In allen anderen genauer untersuchten Fällen wird die Samenknospenanlage zuerst kenntlich durch Theilung der unter

---

¹) Vergl. Warming, de l'ovule. Ann. des scienc. nat. 1878. (Daselbst ältere Literatur.) Strasburger, Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena 1879.

²) Die äusseren Formverhältnisse der Samenknospen werden hier als bekannt vorausgesetzt; sie werden in jedem Lehrbuch erörtert.

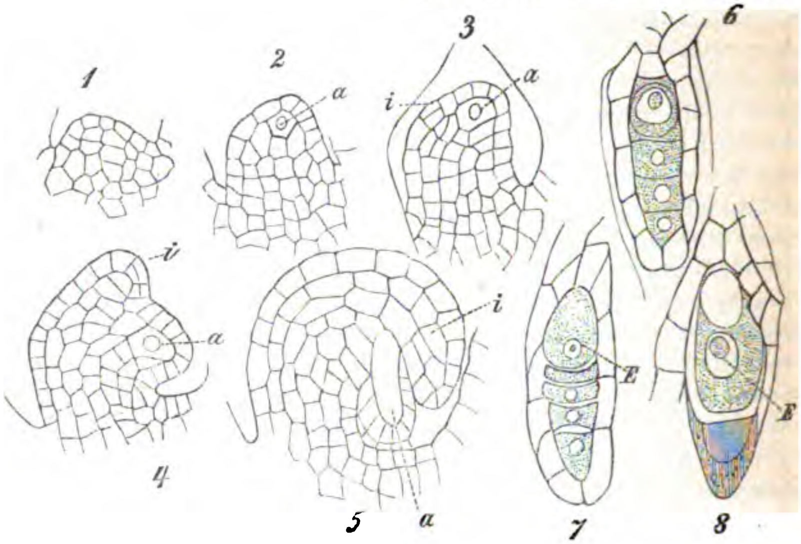
der Epidermis liegenden Zellen: im einfachsten Fall, wie bei den Orchideen ist es eine einzige Zelle, die wächst, sich durch Querwände theilt und von der mitwachsenden Epidermis umhüllt die Samenknospenanlage bildet. Dass sich in anderen Fällen auch tiefer gelegene Zelllagen betheiligen (z. B. *Geum, Symphytum, Verbascum)*, braucht kaum hervorgehoben werden: es sind das unwichtige Differenzen, wie sie ebenso bei der Blattbildung sich finden (vergl. pag. 210.). Auch die Zellanordnungsverhältnisse in den Samenknospenanlagen können hier füglich unerörtert bleiben. Aus dem Ovularhöcker entwickeln sich die einzelnen Theile der fertigen Samenknospe. Die Integumente bilden die Grenze zwischen Knospenstiel *(funiculus)* und Knospenkern *(Nucellus)*, und zwar wird der Endtheil des Ovularhöckers zum Nucellus, unterhalb desselben sprossen die Integumente (resp. das Integument) hervor, in Form eines Ringwalls oder Kragens, der zwei oder mehr Zellschichten dick ist, und die Spitze des sich vergrössernden Ovularhöckers allmählich überwächst. Sind zwei Integumente vorhanden, so bildet sich das obere (innere) gewöhnlich zuerst, die Entwicklungsfolge ist also eine »basipetale«. Doch finden sich einige Ausnahmen, bei *Euphorbia* z. B. entsteht das äussere Integument zuerst, ebenso (nach WARMING a. a. O.) bei *Cuphea, Mahernia glabrata* und wahrscheinlich noch in anderen Fällen. Sehr häufig namentlich bei gekrümmten Ovularhöckern entstehen die Integumentanlagen nicht als geschlossener Ring, sondern treten zuerst auf der convexen Seite auf und diese Bevorzugung der convexen Seite spricht sich auch darin aus, dass nicht selten, namentlich auch bei anatropen Samenknospen, welche nur ein Integument besitzen, dasselbe auf der inneren Seite des Knospenkerns *(Nucellus)* schwach oder gar nicht entwickelt ist (Fig. 115,5). Es handelt sich dabei aber nicht etwa um eine »congenitale« Verwachsung von Integument und Funiculus, sondern um eine Hemmung der Ausbildung des Integuments auf der inneren Seite, die bei anderen ähnlich gebauten Samenknospen nicht stattfindet.

Dass der Rand der Integumentanlage in einigen Fällen nicht gerade abgeschnitten, sondern gelappt ist, sei hier nur deshalb erwähnt, weil dies Verhältniss früher bei der Discussion darüber, ob das Integument der Gymnospermensamenknospen nicht vielmehr als Fruchtknoten zu betrachten sei, eine Rolle spielte. Unter den Angiospermen ist der Rand des inneren Integuments z. B. in vier Lappen getheilt bei *Symplocarpus foetida*, von anderen Beispielen sei nur noch *Juglans regia* genannt (WARMING, a. a. O. Taf. 13. Fig. 11—13), ob die Integumentlappen nur durch lokal gesteigertes Wachsthum des ursprünglich geraden Integumentrandes oder gleich anfangs entstehen, ist nicht bekannt.

In vielen Fällen entsteht die Integumentanlage aus der äussersten Zellschicht des Ovularhöckers, so bei *Orchis, Monotropa, Centradenia floribunda, Primula chinensis* u. a., in anderen nehmen auch unter der Epidermis liegende Zellschichten an der Integumentbildung theil, so bei den mit einem meist sehr dickem Inte- ment versehenen Samenknospen der Gamopetalen (z. B. *Symphytum, Lamium bum, Lobelia* u. a., das Integument geht aber grösstentheils aus Theilungen der pidermiszellen hervor, ebenso auch die inneren Integumente vieler mit zwei In- gumenten versehenen Samenknospen; bei noch anderen endlich verdankt das tegument seine Entstehung hauptsächlich den unter der Epidermis gelegenen ellen, eine Differenz, die zeigt, dass der verschiedenen Entstehungsart sehr wenig deutung beizumessen ist. Wo zwei Integumente vorhanden sind, wird die kropyle entweder nur von dem inneren gebildet, oder es nimmt auch das ssere daran theil, während da, wo das eine, dicke Integument auf der dem

Funiculus zugekehrten Seite nicht zur Ausbildung gelangt, der letztere den Mikropylekanal ein Stück weit direkt begrenzt.

Oft schon vor dem Auftreten der Integumentanlagen oder gleichzeitig mit demselben treten in der Spitze des Ovularhöckers diejenigen Veränderungen ein, welche zur Bildung des Embryosackes führen. Das Charakteristische derselben lässt sich mit wenig Worten schildern. Es sei dabei an die in Fig. 115 für *Senecio vulgaris* dargestellten Entwicklungsvorgänge angeknüpft. In dem Stadium Fig. 115, 2 hat eine unter der Epidermis gelegene Zelle an der Spitze des Ovularhöckers grössere Dimensionen gewonnen, sie unterscheidet sich auch durch reicheren Plasmagehalt von den benachbarten Zellen. Es hat der Ovularhöcker auf diesem Stadium, wenn wir von der schon bemerkbaren Krümmung absehen, grosse Aehnlichkeit mit einem *Selaginella*-Sporangium, in welchem das Archespor eben deutlich wahrnehmbar ist (vergl. Fig. 104, A). In beiden Fällen zeichnet sich eine hypodermale Zelle (gewöhnlich die Endzelle der axilen Zellreihe) von den übrigen dnrch ihre Beschaffenheit aus und wächst auch stärker als diese. Bei *Selaginella* geht aus der Theilung derselben das sporogene Gewebe, bei den Samenknospen der Embryosack hervor. Da wir es hier offenbar mit homologen Gebilden zu thun haben, so sei auch hier der Kürze halber die Zelle a, Fig. 115 als »Archespor« bezeichnet. Fig. 115, 4 und 5 zeigen, dass dieselbe stär wächst als die übrigen Zellen an der Spitze des Ovularhöckers, aus ihr geht c Nucellus fast ausschliesslich hervor. Derselbe hat in Fig. 115, 4, eine seitlic Lage, er scheint aus der die Spitze der jungen Samenknospe einnehmenden In gumentanlage hervorzugehen. Das ist aber nur scheinbar, wie die Vergleich mit den jüngeren Entwicklungsstadien zeigt. Hier wie überall bildet der Nucel. vielmehr die Spitze des Ovularhöckers, er kann aber durch die massige E wicklung des Integumentes bei anatropen Samenknospen zur Seite gedrä



(B. 436.) Fig. 115.

Senecio vulgaris, Entwicklung der Samenknospe nach der Altersfolge beziffert. a Archespor (Embryosackmutterzelle) E in 6 und 7 Zelle, die zum Embryosack wird, i Integument. In 6 ist die Embryosackmutterzelle in vier Tochterzellen getheilt, die am weitesten von der Mikropyle abliegende (in der Figur die oberste) Zelle wird zum Embryosack, 1—5 nach WARMING, 6—8 nach STRASBURGER.

werden. In Fig. 115, 5, besteht der Nucellus nur aus der langgezogenen mit dichtem Protoplasma und grossem Zellkern versehenen Archesporzelle und einer dieselbe umgebende Hüllschicht. Dann theilt sich das Archespor in zwei Zellen, und indem sich jede derselben noch einmal durch eine Querwand fächert, erhalten wir eine aus vier Zellen bestehende Zellreihe. Die Scheidewände derselben haben hier wie in anderen Fällen ein eigenthümlich gequollenes Aussehen. Von diesen vier Zellen entwickelt sich nur die unterste weiter, sie verdrängt die anderen, deren Reste man als stark lichtbrechende Kappe auf dem Scheitel des jungen Embryosackes noch wahrnehmen kann, und ebenso wird die äussere Zellschicht des Nucellus von dem heranwachsenden Embryosack zerstört. Auf die Weiterentwicklung desselben ist unten noch zurückzukommen, ebenso auf die Deutung des Beschriebenen.

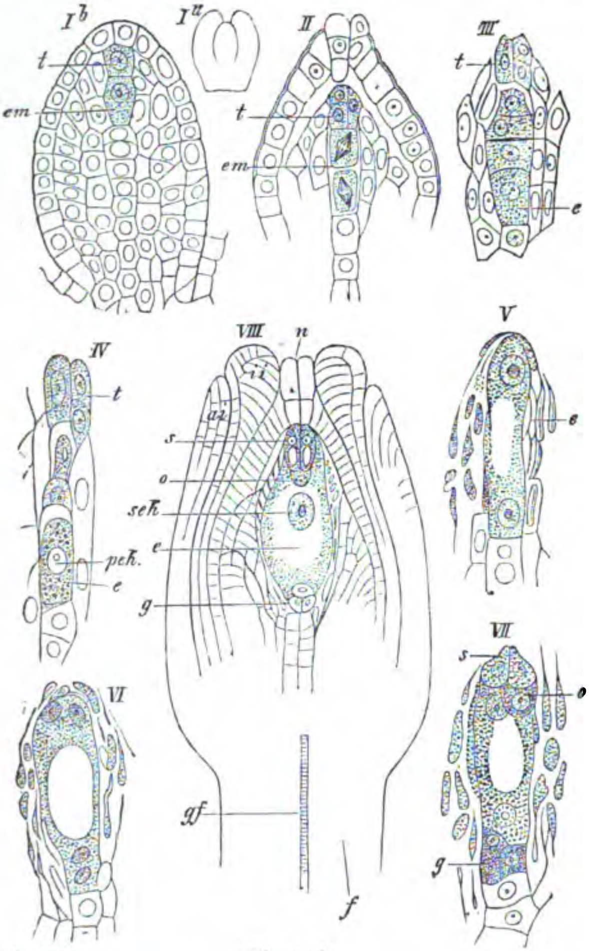
Der Vorgang der Embryosackbildung spielt sich nun, wenn auch mit einigen mehr oder weniger wesentlichen Modificationen bei allen untersuchten Angiospermen in derselben Weise ab. Besonders häufig findet sich *Senecio* (und andern Gamopetalen) gegenüber die Differenz, dass vom Archespor durch eine Perikline zunächst eine Zelle abgetrennt wird, die wir wie bei den obigen Fällen als Schichtzelle[1]) bezeichnen wollen (Fig. 116, Ib t). Sie spaltet sich gewöhnlich durch antikline und perikline Wände und bildet so eine das Archespor bedeckende Gewebeschicht, die von dem heranwachsenden Embryosack später verdrängt wird. Besonders umfangreich ist diese bei den untersuchten Euphorbiaceen *(Euphorbia, Mercurialis)*: die Embryosackanlage liegt hier tief im Gewebe des Nucellus eingebettet, ähnlich wie das bei den Coniferen der Fall ist. Diese Ueberlagerung der Embryosackanlage, durch Gewebeschichten, welche dazu bestimmt sind, von ihm verdrängt zu werden, wird vielfach auch durch perikline Spaltungen der Epidermis an der Spitze des Nucellus verstärkt. Als Beispiele dafür nenne ich: *Aristolochia Clematitis* (WARMING, a. a. O., Taf. VIII., Fig. 20, 21), *Geum* (ibid. Taf. 10, 25), *Symphytum officinale,* (ibid. Taf. B, 20), *Rosa livida* (STRASBURGER, a. a. O. Taf. IV., 49).

Andere Differenzen beziehen sich auf die Theilungen des Archespors.[2]) Ungetheilt bleibt dasselbe, wie es scheint, nur in sehr seltenen Fällen, so nach TREUB und MELLINK bei *Tulipa Gesneriana* und *Lilium*: Hier wird also die Archesporzelle direkt zum Embryosack, weniger selten scheint die Zweitheilung zu sein, sie findet sich bei *Cornucopiae nocturnum, Commelyna stricta, Ornithogalum pyrenaicum* etc. (GUIGNARD a. a. O.). Bei *Agraphis,* wo sich das Archespor ebenfalls nur in zwei Zellen theilt, wird die obere, nicht wie sonst die untere der aus dem Archespor hervorgegangenen Zellen zum Embryosack, auch die untere Zelle vergrössert sich und enthält vier Kerne, was als Andeutung zu einer Entwicklung zum Embryosack aufgefasst werden kann. Aehnliches findet sich namentlich auch bei den Gräsern, wo häufig eine Verdoppelung der Zellkerne in den vom Embryosack verdrängten Archesportochterzellen stattfindet. Ist dies nun auch kein sicherer Anhaltspunkt, da eine Kernvermehrung (durch Fragmentation) auch in den zum Zerfall bestimmten Tapetenzellen vorkommt, so geht doch aus allem Bekannten soviel mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass a priori jede der Tochterzellen des Archespors im Stande ist, ein Embryosack zu werden, und dass die best situirte, gewöhnlich die untere, die anderen verdrängt, ebenso wie in einem Makrosporangium von *Selaginella* **eine** Sporenmutterzelle über alle anderen die Ueberhand gewinnt. Die Berechtigung des eben aufgestellten Satzes ergiebt sich auch aus dem Verhalten von ***Rosa***, welches STRASBURGER geschildert hat. Bei *R. livida* findet sich eine grössere Anzahl neben einander liegender Archesporzellen, die vielleicht aus Theilung einer einzigen hervorgegangen sind; sie zerfallen in eine Reihe von Zellen, meist vier, in manchen Fällen fünf, vielleicht selbst sechs. Gewöhnlich sind es die obersten dieser aus den Archesporzellen hervorgegangenen Zellen, die wachsen und sich zum Embryosack auszubilden beginnen, gelegentlich aber zeigt auch die weiter nach unten liegende Zelle dieselbe Tendenz, von all den

---

[1]) Vergl. den analogen Entwicklungsvorgang in den Pollensäcken. Die Tendenz, das sporogene Gewebe mit anderen Gewebeschichten zu bedecken, ist sehr allgemein, die Theilungen, wodurch dieser Vorgang herbeigeführt wird, sind dagegen in den einzelnen Fällen verschieden. Ein Grund, die von den Embryosackmutterzellen abgetrennten Zellen als »Tapetenzellen« zu bezeichnen, wie WARMING und STRASBURGER dies thun, liegt nicht vor, da dieser Name für die charakteristisch ausgebildete Umhüllungsschicht des sporogenen Gewebes zu reserviren ist. Eine lche besitzt, wie es scheint zuweilen auch der Embryosack, z. B. bei *Alisma plantago*. Wo der mbryosack wie das in den Samenknospen der Gamopetalen der Fall zu sein pflegt, den Nucellus nz verdrängt; ist die angrenzende innerste Integumentschicht häufig epithelähnlich ausgebildet ergl. z. B. *Senecio vulgaris* bei WARMING, a. a. O. Taf. 12. Fig. 11 u. 12.)

[2]) TREUB et MELLINK, Archives néerlandaises, T. XV., FISCHER, Zur Kenntniss der Em- osackentwicklung einiger Angiospermen (Jenaische Zeitschrift für Naturw. 1880); JÖNSSON, om bryosäckens utveckling hos Angiospermerae. Lunds univers. Arsskrift, Taf. VI.; GUIGNARD, re- erches sur le sac embryronaire des phanérogames Angiospermes (Ann. des scienc. nat. 6. sér. XIII.)



(B. 437.) Fig. 116.

Polygonum divaricatum, Samenknospen und Embryosackentwicklung nach STRASBURGER. 1a Längsschnitt durch einen jungen Fruchtknoten: Die Samenknospe bildet den Abschluss der Blüthenachse. 1b Längsschnitt durch eine Samenknospenanlage (vor Anlegung der Integumente), em Embryosackmutterzelle (Archespor), t Schichtzelle, II älteres Stadium, die Embryosackmutterzelle hat sich in zwei Zellen getheilt, in beiden ist der Kern in Theilung begriffen. Fig. III. Viergetheilte Embryosackmutterzelle (sporogener Zellkomplex); die unterste dieser Zellen (e) wird die andern verdrängend IV zum Embryosack. pek primärer Kern desselben, in Fig. V in zwei Tochterkerne getheilt, die in Fig. VI und VII den Eiapparat und die Gegenfüsslerinnen bilden. o Eizelle, s Gehilfinnen (Synergiden), g Gegenfüsslerzellen. Fig. VIII Längsschnitt durch eine befruchtungsfähige Samenknospe mit dem inneren (ii) und äusseren (ai) Integument, dem Nucellus m und dem in den Funiculus (f) eintretenden Gefässbündel (gf).

Embryosackanlagen kommt aber nur eine einzige zur Entwicklung und verdrängt die anderen, ein Fall, der zeigt, dass es von äusseren Verhältnissen abhängt, welche der Archespor-Tochterzellen zum Embryosack wird.

Eine Mehrzahl von Archesporzellen findet sich auch bei andern Rosaceen und bei einer Anzahl anderer Pflanzen so z. B. bei *Aesculus Hippocastanum*, *Paeonia arborescens*, *Calycanthus floridus* u. a. (vergl. die Abbildungen bei Jonsson a. a. O.). Es fallen diese Differenzen ebensowenig in's Gewicht wie bei den Pollensäcken, wo das Archespor bald eine Zellreihe bald — bei breiteren Pollensackanlagen — eine Zellschicht ist.

Die Vorgänge die im Embryosack zur Anlegung des Eiapparates führen, sind ebenfalls bei allen genauer untersuchten Pflanzen im Wesentlichen dieselben, und unterscheiden sich bedeutend von den in der Makrospore der Gymnospermen stattfindenden. Während bei den letzteren den Makrosporen von *Isoëtes* gegenüber eine wesentliche Differenz nicht stattfindet, lassen sich die Vorgänge im Embryosack der Angiospermen bis jetzt nicht mit Sicherheit auf analoge bei den Gefässkryptogamen zurückführen.

Der junge Embryosack besitzt einen Zellkern, dieser theilt sich bei weiterem Wachsthum; die beiden so entstandenen Kerne wandern in die beiden Enden des Embryosacks (Fig. 116 V) und theilen sich dort wiederholt, so dass in jedem Ende des Embryosackes nun also vier Zellkerne liegen (Fig. 116, VI). Zwei derselben rücken gegen die Mitte des Embryosacks und verschmelzen dort miteinander zum Embryosackkern, um die drei andern findet Zellbildung statt, so dass nun also an jedem Ende drei nackte Zellen liegen, die am Mikropylekanal gelegenen stellen den Eiapparat, die am andern Ende des Embryosacks die Gegenfüsslerzellen oder Antipoden dar. Die letzteren sind jedenfalls rudimentäre Organe, da sie keine weitere Entwicklung erfahren, sondern vor oder nach der Befruchtung zu Grunde gehen. Von den drei Zellen des Eiapparates ist nur eine einzige als Eizelle zu bezeichnen, sie ist gewöhnlich etwas tiefer im Embryosack inserirt, (Fig. 116, VIII, o) als die beiden andern, nach der Befruchtung zu Grunde gehenden, die Gehilfinnen oder Synergiden. Es genüge an diese durch Strasburger's Untersuchungen aufgeklärten Verhältnisse hier kurz zu erinnern — die kleinen bis jetzt beobachteten Abweichungen besitzen für unsere Zwecke keine Bedeutung.

Dagegen ist die Frage, wie die oben mitgetheilte Entwicklungsgeschichte der Samenknospen sich verhält zu der der Sporangien, hier noch etwas näher zu erörtern.

Die Frage kann auch hier nur die sein: ist die ganze Samenknospe einem Makrosporangium homolog, oder nur der Nucellus, derjenige Theil also, in welchem der Embryosack entsteht. Die letztere Ansicht wird auf Grund der Entwicklungsgeschichte besonders von Warming vertreten (von den auf teratologische Befunde gegründeten Deduktionen sehen wir hier ab vergl. pag. 119 ff.) Er stellte den Satz auf (a. a. O. pag. 224) »*que le nucelle est une création nouvelle sur le mamelon ovulaire, qui n'est lui-meme qu'un lobe du carpelle*«. Von der in den letzten Worten ausgesprochenen Theorie können wir hier, unter Verweisung auf das oben über die Entwicklung des Gynaeceums Mitgetheilte abstrahiren. Warming stützt sich dabei hauptsächlich auf die von ihm nachgewiesene Uebereinstimmung in der Entwicklung des Pollensackes und des Nucellus, der Pollensack aber ist ein auf dem Staubblatt entstehendes Mikrosporangium. Die direkte entwicklungsgeschichtliche Beobachtung nöthigt indess nicht zu der Annahme, dass der Nucellus eine Neubildung auf dem Ovularhöker sei. Wir sehen vielmehr nur, dass eine vorher schon vorhandene Zelle zum Archespor wird — gerade so wie z. B. bei *Selaginella.* Der Nucellus bildet deutlich die direkte Fortsetzung des Ovularhöckers, wenn man ihn als Neubildung auf demselben betrachten wollte, so müsste man auch das Sporangium von *Selaginella* als eine Neubildung auf dem Sporangienstiel auffassen, was natürlich von niemand geschieht.

Aus den hier nur kurz angedeuteten Gründen[1]) betrachte ich wie STRASBURGER die ganze Samenknospe als ein Makrosporangium, die Integumente aber den Gefässkryptogamen gegenüber als Neubildungen, der Funiculus entspricht dann dem Sporangienstiel. Diese Auffassung scheint mir, wenn man die bekannten Thatsachen überblickt, derzeit bei weitem die natürlichste zu sein.

2. Kapitel.

Entwicklung der Sexualorgane.

Die Besprechung der Fortpflanzungsorgane kann auf die Sporangien und die Sexualorgane, als deren wichtigste Beispiele wir die Oogonien resp. Archegonien und Antheridien der Archegoniaten benützen können, beschränkt werden, denn die Art und Weise der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, so mannigfaltig sie auch ist, schliesst sich enge an die Entwicklung der Vegetationsorgane an. Bei einzelligen Pflanzen, wie z. B. bei den Conjugaten — (am deutlichsten den isolirt lebenden Desmidieen) ist mit jeder Zelltheilung eine Vermehrung der Individuenzahl verbunden, da die beiden Tochterzellen zu selbständig lebenden, der Mutterzelle gleichenden Zellen werden. Bei vielen Nostocaceen besteht die vegetative Vermehrung in einem Zerfallen des Vegetationskörpers in einzelne Stücke, die zu neuen Vegetationskörpern werden. Ein ganz ähnlicher Vorgang ist es, wenn bei höheren Gewächsen Theile der Pflanze sich ablösen und zu einer neuen Pflanze auswachsen. Es geschieht dies bei vielen auf dem Boden kriechenden Pflanzen indem die älteren, die Zweige verbindenden Theile absterben und die letzteren nun isolirt und zu selbständigen Pflanzen werden. So bei den thallosen, meist gabelig verzweigten Lebermoosen, bei den Lycopodien u. a. Und auf dasselbe kommt es hinaus, wenn in den Boden eindringende Ausläufer gebildet werden, deren Verbindung mit der Mutterpflanze dann gelöst wird, sei es nun, dass die letztere ganz abstirbt oder weiterwächst, ersteres ist der Fall bei *Circaea,* letzteres bei *Adoxa.* In beiden Fällen bildet die blühende Pflanze in den Boden eindringende Ausläufer, bei *Circaea alpina* stirbt der Spross, welcher geblüht hat ab, bei *Adoxa* wächst seine Spitze ebenfalls als Ausläufer weiter. Biologisch genau derselbe Vorgang findet bei einigen Wassermoosen statt *(Conomitrium Julianum* und *Cinclidotus aquaticus)* von denen SCHIMPER angiebt, dass bei ihnen Zweige vom Hauptstamm sich ablösen, und so zu neuen Individuen werden. Bei einigen phaneroga n Landpflanzen[2]) sind die sich ablösenden Zweige umgebildet zu kleinen Zwiel n oder Knollen, so bei *Dentaria bulbifera, Lilium bulbiferum, Polygonum vivipar t,*

---

[1]) Es kommen dazu noch Fälle, z. B. die Cycadeensamenknospen, wo das Integument o r-halb des sporogenen Zellkomplex abgeht.

[2]) Die »Absprünge« mancher Bäume, welche Zweigenden oder schmächtige Sprosse r-werfen (am auffallendsten *Taxodium distichum)* gehören natürlich nicht hierher, da die abgelö n Zweige keine weitere Entwicklung erfahren.

Saxifraga granulata u. a. Es werden diese Gebilde mit dem sehr verschiedenartige Organe umfassenden Namen »Brutknospen« bezeichnet. Als »Brutknospen« treten vielfach einzelne Zellen auf. In grösster Ausdehnung finden sich solche der ungeschlechtlichen Vermehrung dienende Brutzellen bekanntlich bei den Pilzen, deren ungeschlechtlich erzeugte Sporen oder Gonidien resp. Conidien hierher gehören[1]). Wir finden sie aber auch bei den Lebermoosen (vergl. Bd. I pag. 337). So tritt bei *Aneura* der zweigetheilte, mit einer Membran umgebene Inhalt vieler Thalluszellen als »Brutknospe« aus dem Thallus hervor, bei *Jungermannia ventricosa* bilden sich Brutzellen aus den Randzellen des Blattes, bei *Scapania nemorosa* u. a. auf der Spitze der Stämmchen etc. Als eine Weiterentwicklung dieser Brutzellen können wir die aus Zellkörpern bestehenden, aber ebenfalls ursprünglich einer einzigen Zelle hervorgehenden Brutknospen von *Marchantia* (Fig. 117), und *Blasia* betrachten, ähnlich wie die Sporen von *Pellia* z. B. schon innerhalb des Sporogons einen Theil der Keimung zurücklegen und als Zellkörper, statt wie andere Sporen als Einzelzellen ausgestreut werden, erfahren auch die Brutzellen von *Marchantia* u. a. noch im Zusammenhange mit der sie erzeugenden Pflanze eine höhere, sonst erst bei der Keimung eintretende Differenzirung. Sie sind aber keine metamorphen Sprosse, sondern eigenartig entwickelte, sich ablösende Gewebebestandtheile der Mutterpflanze. Es genügt an analoge Thatsachen bei den Laubmoosen zu erinnern, hinzuweisen auf die Fähigkeit fast

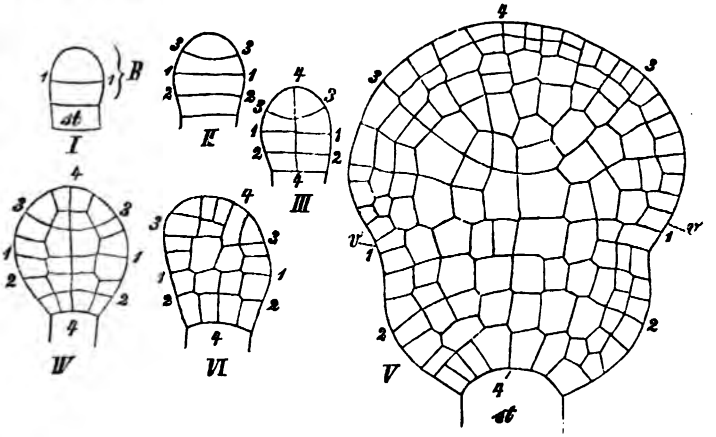


Fig. 117. (B. 438.)

Brutknospenentwicklung von *Marchantia polymorpha*. Die Brutknospe geht aus einer Zelle der Thallusrückenseite hervor, die sich zunächst theilt in eine Stielzelle und eine obere, aus welch letzterer, wie die Figuren zeigen, der aus zahlreichen Zellen bestehende Brutknospenkörper hervorgeht. Im jüngsten Stadium (I) ist derselbe (mit B bezeichnet) zweizellig.

---

[1]) Auch die Entwicklung der Brutzellen (Gonidien) der Thallophyten lässt sich auf die Ablösung einzelner Theile vom Vegetationskörper zurückführen. Es entstehen die ungeschlechtlich erzeugten Sporen entweder aus gewöhnlichen vegetativen Zellen oder auf besondern Trägern. Bei manchen *Vaucheria*-Arten z. B. *V. tuberosa* löst sich das durch eine Querwand abgegrenzte Endstück eines Schlauches als Brutknospe ab und wird zu einem neuen Thallus. Bei andern n derselben Gattung schlüpft der Inhalt der abgegrenzten Zelle als Schwärmspore aus. Das- : gilt bei *Oedogonium* für gewöhnliche vegetative Zellen, deren Protoplasmakörper sich von Membran ablöst, und sie als Schwärmspore verlässt, während bei anderen z. B. *Ulothrix* eine ilung des Plasmakörpers stattfindet, und jede einzelne Portion desselben zur Schwärmspore . Wo wie bei vielen Pilzen die Bildung besonderer Fruchtträger stattfindet, werden an, resp. enselben die Sporen durch die als Abschnürung, freie Zellbildung etc. bezeichneten Zell- angsmodificationen gebildet. Man könnte die Erscheinungen der ungeschlechtlichen Ver- ırung in zwei Kategorien: Theilung und Gemmenbildung (zu letzterer auch die Gonidien etc. hnet) eintheilen, allein scharfe Grenzen lassen sich auch hier nicht ziehen.

jeder Zelle des Laubmoosstämmchens unter Umständen zum Ausgangspunkt einer neuen Pflanze zu werden, nicht indem sie sich vom Gewebeverbande loslöst, sondern indem sie einen Protonemafaden treibt, an dem später als Seitenknospe die Anlage eines neuen Moosstämmchens auftreten kann. Auch die Vermehrung durch Adventivsprosse, wie sie bei manchen Pflanzen ganz normal auftritt, braucht hier nicht näher erörtert zu werden.

Ein Fall dagegen, der von dem eben beschriebenen des Ablösens von Zweigen und Brutknospen zu unterscheiden ist, aber mit ihm nicht selten combinirt vorkommt, ist der durch Ruhezellen oder Ruheknospen. Er tritt auf, um die Fortexistenz des Organismus auch unter ungünstigen Umständen zu sichern, vielfach aber stellt die Bildung solcher Ruhezustände auch eine, zu äusseren Faktoren zwar in Beziehung stehende, aber keineswegs direkt von ihnen abhängige Phase der Gesammtentwicklung dar. Hier haben wir nur die dabei auftretenden Formverhältnisse, ihrer Beziehung zur geschlechtlichen Fortpflanzung halber kurz zu berühren.

Einen der denkbar einfachsten Fälle bieten die Nostocaceen. Ihre Vegetationskörper wird gebildet durch Zellfäden (vergl. oben pag. 180), die aus lauter gleichartigen, durch Zweitheilung sich vermehrenden Zellen bestehen, zwischen die einzelne, nicht theilungsfähige und auch durch ihren Inhalt unterschiedene Grenzzellen oder Heterocysten eingestreut sind. Die Grenzzellen nehmen auch an der Fortpflanzung weiter keinen Antheil, die anderen Zellen dagegen dienen der Vermehrung entweder indem einzelne Fadenstücke als »Hormogonien« sich isoliren, sich eine Zeitlang frei bewegen und dann zum Ausgangspunkt einer nenen Nostoc-Kolonie werden oder indem sie zu Sporen werden. Bei der in Fig. 25, VII abgebildeten *Gloeotrichia* werden zur Sporenbildung nur ein oder zwei einer Grenzzelle angrenzende Zellen verwendet — die zur Spore werdende Zelle wächst mächtig heran und erhält einen dichten Inhalt und eine dunkel gefärbte resistente Membran. Sie macht einen Ruhezustand durch, um dann zu keimen. Ganz Analoges treffen wir auch bei höheren Pflanzen nur dass hier nicht mehr einzelne Zellen es sind, die den Ruhezustand durchmachen und sich entsprechend ausbilden, sondern Sprosse. So bei vielen Wasserpflanzen, bei der Bildung der Winter-Ruheknospen oder *hibernacula*. Bei *Utricularia* z. B. geht im Herbste alles zu Grunde bis auf die dicht mit Blättern umhüllten Endknospen, die auf den Grund des Wassers sinken. Aehnliche Knospen bilden sich bei *Myriophyllum* (am blühenden Sprosse sind es Seitenknospen der unteren Partie), bei *Hydrocharis* verhalten sich langgestielte Seitenknospen ebenso. Es ist aber, ebensowenig wie bei der Winterknospenbildung der Bäume die im Herbste stattfindende Temperaturverminderung, die direkte Ursache der Ruheknospenbildnng. Auch wenn man derartige Ruheknospen bei erhöhter Temperatur im Zimmer kultivirt, treiben sie zunächst nicht aus, sondern erst nach einer längeren Ruheperiode, *Utricularia* etwa im Januar, wo im Freien in unseren Gegenden die Entwicklung durch die niedrige Temperatur natürlich noch zurückgehalten wird¹). Der Hauptsache nach aber ist es derselbe Vorgang wie bei der Bildung der Ruhesporen der Nostocaceen. Ueber die Faktoren, welche die Bildung der Ruhezustände veranlassen, sind wir ganz im Unklaren,

---

¹) Bekanntlich kann ein früheres Austreiben der Holzgewächse etc. dadurch veranlasst werden, dass man die Ruheperiode künstlich früher eintreten lässt, ein Princip, das z. B. beim »Treiben« des Flieders etc. angewendet wird.

denn dieselben können, wie aus den obigen, kurzen Andeutungen hervorgeht, nicht direkt in eine Linie gestellt werden mit der Bildung von Dauerzuständen, wie sie in direkter Abhängigkeit von äusseren Faktoren namentlich in Folge von Austrocknung bei einzelnen Pflanzen, besonders auffällig den Myxomyceten, sich finden. Alle Bewegungszustände derselben haben die Fähigkeit, solche Dauerzustände bei Austrocknung durchzumachen. Die Schwärmer nehmen Kugelform an, und umgeben sich mit einer Membran, die sie unter geeigneten Bedingungen wieder verlassen. Aehnlich verhalten sich kleine Plasmodien, während die grösseren »Sklerotien" bilden, die aus zahlreichen Zellen bestehen. Bei Aufhören des Ruhezustandes werden die Zellwände wieder aufgelöst und das Plasmodium gewinnt seine Beweglichkeit wieder. Analoge Fälle liessen sich auch sonst anführen, z. B. von manchen Moosprotonemen, welche bei Austrocknung in einzelne Zellen zerfallen, von denen einige dickwandig werden, reichen Protoplasmainhalt zeigen und bei Wiedereintritt günstiger Bedingungen weiter wachsen. Selbstverständlich steht das Auftreten von Ruhezuständen auch in den zuerst angeführten Beispielen in Beziehung zu äusseren Bedingungen, aber es bildet ein integrirendes, constant auftretendes Glied in dem Entwicklungsgang der betreffenden Pflanzen. In dem einen Falle, (bei der Bildung der Dauerzustände der Schleimpilze etc.) behält das Protoplasma offenbar seine Eigenschaften während der Ruheperiode der Hauptsache nach bei, denn es ist jederzeit entwicklungsfähig, im zweiten Falle gehen während der Ruheperiode bestimmte, uns unbekannte Veränderungen vor sich, nach deren Vollendung erst, vorausgesetzt, dass günstige äussere Bedingungen vorhanden sind, die Weiterentwicklung beginnt.

Vielfach (wie z. B. bei manchen Moosen) treten auch die Brutknospen gleich in Form von Ruhezuständen[1]) auf, oder die Ruheknospen funktioniren zugleich als vegetative Vermehrungsorgane, (z. B. bei *Sagittaria, Hydrocharis* u. a.) dann sind also die beiden hier unterschiedenen Fortpflanzungs-Weisen mit einander combinirt.

Sind wir über das Wesen der Ruhezustände sehr wenig unterrichtet, so gilt dies in noch höherem Grade von der sexuellen Fortpflanzung — alle Spekulationen über dieselbe kommen schliesslich über eine mehr oder minder glückliche Umschreibung der Thatsachen nicht hinaus. Charakteristisch für den Sexualprocess ist in den meisten Fällen[2]), dass zwei Zellen gebildet werden, die einzeln für sich nicht entwicklungsfähig sind, aber durch Verschmelzung eine neue Zelle, den Keim erzeugen, der sich zu einer neuen Pflanze entwickelt. Die beiden Sexualzellen, von denen sich bei höherer Differenzirung die eine als weiblich, die andere als männlich bezeichnen lässt, werden in neuerer Zeit als Gameten, das Produkt ihrer Verschmelzung als »Zygote« bezeichnet. Die folgende Darstellung hat sich mit der Form, der Entwicklung und den Bildungsstätten der Sexualzellen zu befassen.

§ 1. Entwicklung der Sexualzellen bei den Thallophyten. Die xualzellen der Thallophyten sind in den letzten Jahren so vielfältig Gegenstand der Untersuchung und Darstellung gewesen, dass wir uns hier mit einer kurzen Erwähnung derselben begnügen können, um so mehr, als diejenigen der Algen, welche die instruktivsten Verhältnisse bieten, schon im zweiten Bande dieses Handbuchs ausführlich erörtert worden sind. Es sind vor Allem einige allgemein-organographische Fragen, die hierbei in Betracht kommen, vor Allem das Verhältniss der Sexualorgane resp. Sexualzellen zum Vegetationskörper und die allmählich fortschreitende Differenzirung der Sexualzellen selbst.

---

[1]) Das biologische Verhalten derselben, namentlich die Frage nach der Nothwendigkeit er Ruheperiode ist freilich meist nicht bekannt.

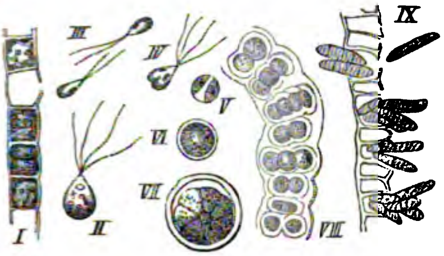
[2]) Die am wenigst differenzirten Sexualzellen können auch, ohne sich mit einander zu ver- igen, sich weiter entwickeln. Andrerseits giebt es auch höher differenzirte Sexualzellen, welche im Texte erwähnte Eigenschaft verloren haben: die Eizellen von *Chara crinita* werden zu sporen, ohne von Spermatozoïden befruchtet zu sein, während dies für die Eizellen der anderen raceen, soweit wir darüber unterrichtet sind, durchaus nothwendig ist.

Was den ersteren Punkt betrifft, so ist der einfachste Fall der, dass bei einzelligen Algen der Vegetationskörper selbst zur Sexualzelle wird. So bei den Desmidieen: der Sexualprozess besteht hier einfach in der Verschmelzung der Protoplasmakörper zweier Individuen.

Ob eine Desmidieenzelle, in welcher die ersten Vorbereitungen zur Copulation getroffen sind, vegetativ weiter leben kann, wenn dieselbe nicht stattfindet, ist mir nicht bekannt. Die beiden Sexualzellen treiben zum Zweck der Vereinigung ihrer Protoplasmainhalte Ausstülpungen gegen einander, die Copulationsfortsätze, die in ganz analoger Weise auch bei den Pollenkörnern der Samenpflanzen auftreten. Der Pollenschlauch ist auch nichts anderes, als ein Copulationsfortsatz, den die Mikrospore treibt. Schon bei den Conjugaten macht sich aber eine Differenzirung einerseits in dem Verhalten, andererseits in der Bildung der Sexualzellen geltend: bei *Spirogyra* z. B. pflegen die Zellen des einen der beiden copulirenden Fäden sich anders zu verhalten, als die des andern, die aus den Zellinhalten gebildeten Sexualzellen bleiben im Faden liegen, während die Gameten aus dem andern Faden zu ihnen herübertreten und mit ihnen verschmelzen. Die Differenz zwischen weiblichen und männlichen Gameten, die einander ganz gleichgestellt sind, ist hier aber offenbar noch keine scharf ausgeprägte. Bei *Sirogonium* wird schon nicht mehr die ganze vegetative Zelle zur Gametenbildung verwendet, und zugleich ist die männliche Sexualzelle hier kleiner als die weibliche (vgl. Fig. 22 pag. 288 Bd. II). Ein von dem der obengenannten offenbar nur äusserlich verschiedenes Verhalten ist es, wenn der Zelleninhalt einer einzelligen Alge sich theilt in eine Anzahl frei beweglicher Gameten: so bei verschiedenen Protococcaceen, oder wenn sämmtliche Zellen mehrzelliger Individuen zu Sexualzellen werden wie bei den Volvocineen *Pandorina* und *Eudorina*. In derselben Familie zeigt die Gattung *Volvox* selbst eine höhere Differenzirung dadurch, dass nur einzelne Zellen zu Sexualzellen sich gestalten, während die übrigen nur vegetative Funktionen ausüben. Eine derartige Differenzirung lässt sich in verschiedenem Grade in einzelnen Verwandtschaftsreihen verfolgen, bei den höheren Formen werden die Sexualzellen in besonderen, von den vegetativen Theilen scharf abgesetzten Organen gebildet, sei es, dass nur einzelne Zellen eines Zellfadens Sexualorgane produciren, wie bei *Oedogonium*, oder dass besondere Aussprossungen zu diesem Zwecke gebildet werden (wie bei *Vaucheria, Ectocarpus* etc.). Bei solchen Formen, die einen Vegetationspunkt besitzen, entstehen (wie es scheint mit einziger Ausnahme der Antheridien der unten zu erwähnenden *Coleochaete*-Species) die Sexualorgane aus den Vegetationspunkten, ein Verhältniss, das sich bei den folgenden Abtheilungen wiederholt.

Für das gegenseitige Verhältniss der beiden Sexualzellen stellte sich bei verschiedenem Verwandtschaftskreise bei Pilzen und Algen das Resultat heraus, dass bei den »nieder« stehenden Formen die Sexualzellen oder »Gameten« einander an Form und Grösse gleich sind, und dass von diesen ausgehend in mehr oder weniger sanfter Abstufung eine Differenzirung stattfindet, welche dahin führt, dass das männliche Sexualelement, welches in den meisten Fällen frei beweglich t, und dann als Spermatozoid bezeichnet wird, um ein vielfaches kleiner ist als s weibliche, zur Zeit der Befruchtung bewegungslose, das Ei. Es vollzieht sich d e Differenzirung sowohl bei solchen Formen, die aktiv sich bewegen, als i solchen, die unbewegliche Gameten besitzen. Den ersteren schliessen sich a h die Sexualzellen der Moose und Farne an, die Zelle bleibt hier zwar unbew - lich in ihrer Bildungsstätte liegen, und nur die Spermatozoiden schwimmen i im Wasser umher, allein dasselbe treffen wir auch bei einer Anzahl grüner Alg . Bei *Ulothrix* sind die Gameten gleichgestaltete Schwärmsporen, die während

Bewegung sich miteinander vereinigen, bei einer anderen Fadenalge, dem *Oedogonium*, bleiben die Eizellen in ihrer Bildungsstätte, dem Oogonium, liegen und werden von den kleinen, männlichen Schwärmsporen, den Spermatozoiden, aufgesucht. Wir können bei einer Anzahl grüner Algen die Copulation gleichgestalteter Schwärmsporen als den Ausgangspunkt betrachten. Von hier aus geht die Weiterentwicklung dann in zwei Richtungen vor sich: einmal sehen wir die weibliche Schwärmspore an Grösse zunehmen: es kopulirt bei *Phyllobium* eine weibliche Schwärmspore mit einer kleinen männlichen und weiterhin sehen wir die weibliche Schwärmspore ihre aktive Bewegungsfähigkeit verlieren, entweder von Anfang an oder im Laufe der Entwicklung. Letzteres kommt namentlich bei den braunen Algen, den Phaeophyceen, in instructivster Weise vor: die grosse weibliche Schwärmspore von *Cutleria* verliert nach einiger Zeit ihre Cilien, rundet sich ab und wird zum ruhenden Ei, das von der kleinen, männlichen Schwärmspore, dem Spermatozoid, befruchtet wird. Das Ei von *Fucus* aber wird von Anfang an als bewegungslose, nackte Zelle aus dem Oogonium ausgestossen, bei den grünen Algen dagegen bleibt es in demselben liegen, und wird von den Spermatozoiden aufgesucht. Ueber den Bau der Eizellen und die Frage, in wieweit sie sich ihrer Struktur nach von den vegetativen Zellen unterscheiden, ist nur sehr wenig bekannt. Charakteristisch für dieselben ist das Vorhandensein eines sogen. Befruchtungs- oder Empfängnissfleckes: die Stelle, an welcher das Spermatozoid mit der Eizelle verschmilzt, ist von Farbstoffträgern entblösst und höchst wahrscheinlich auch sonst von der Substanz des Eies verschieden. Es entspricht d ser farblose Befruchtungsfleck (der an den Eiern von *Fucus* z. B. noch nicht r hgewiesen ist) dem farblosen vorderen Ende, welches bei den Schwärmsporen c Cilie trägt. Copulirende Schwärmsporen pflegen denn auch zunächst mit i n farblosen Enden mit einander zu verschmelzen, bei *Cutleria*, wo das Ei anf s ebenfalls als Schwärmspore auftritt, gestaltet sich das farblose Vorderende z Befruchtungsfleck.



(B. 439.) Fig. 118.

Ulothrix, I Zellfaden mit ungeschlechtlicher Schwärmsporenbildung, II ungeschlechtliche Schwärmspore, III Zwei sexuelle Schwärmsporen (Gameten), IV Copulation derselben, V Vereinigungsprodukt der Gameten (Zygospore oder Zygote), unmittelbar nach der Copulation mit noch getrennten Farbstoffkörpern, VI Aeltere Zygospore im Ruhezustand, VII Keimung derselben: ihr Inhalt theilt sich in eine Anzahl Schwärmsporen (aus FALKENBERG, Die Algen. Bd. I des Handb. pag. 260).

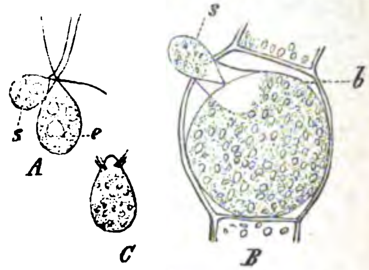


Fig. 119. (B. 440.)

Beginn der Copulation einer kleineren männlichen (s) und einer grösseren weiblichen Schwärmspore von *Phyllobium dimorphum* (nach KLEBS), B Befruchtung von *Oedogonium diplandrum*, e Eizelle, b Befruchtungsfleck, s Spermatozoid, C Spermatozoid etwas stärker vergrössert: es trägt unter dem farblosen Vorderende einen Kranz von Cilien. B und C nach JURANYI.

Die männlichen Schwärmsporen unterscheiden sich von vegetativen Schwärms ren meist auffallend durch ihre Färbung, die von der grünen mehr oder i der abweicht oder doch nur schwach ausgeprägt ist (so z. B. bei den Spermatozoiden von *Coleochaete*, die nur einen schwachen »grünen Schimmer« (nach Pringsheim) zeigen. Es scheint in einigen Fällen bei der Bildung der männlichen Schwärmsporen ein Zerfallen der Farbstoffkörper stattzufinden, jedenfalls sehr häufig eine Verfärbung derselben, falls nicht die Ausbildung des Farbstoffes überhaupt ganz unterbleibt. In den Eizellen dagegen bleiben die Farbstoffträger (Chromatophoren Schmitz's) wohl immer erhalten, wenngleich sie namentlich nach der Befruchtung häufig durch andere Inhaltsbestandtheile des Protoplasmas verdeckt werden. Bei *Oedogonium* z. B. ist es eine vegetative Zelle, die zum Oogonium wird, und zwar regelmässig die bei der Zelltheilung nach oben liegende.[1] Sie schwillt kugelig an, ihr Inhalt contrahirt sich, löst sich dadurch von dem Membran ab und bildet die kugelige Eizelle (»Oosphaere«). Der farblose Befruchtungsfleck tritt an dem Oogonium entweder seitlich[2] auf, und entspricht dann in seiner Lage dem farblosen Vorderende eines zur vegetativen Schwärmspore werdenden Plasmakörpers (denn auch dieser liegt der Mitte der Seitenwand der Schwärmsporenmutterzellle gegenüber, so dass also die Längsachse der Schwärmspore mit der des Zellfadens, in dem sie entsteht, sich kreuzt), oder es liegt der Befruchtungsfleck nahe an der oberen Querwand des Oogoniums, er bildet z. B. die Spitze der Eizelle bei *Oed. rivulare* (Pringsheim a. a. O. Taf. III., Fig. 5).

Es lässt sich bezüglich der Entwicklung der Antheridien und Oogonien der besprochenen Algen eine Homologie der Entwicklung unschwer konstatiren, die aber meist dadurch verdeckt ist, dass in den Antheridien Theilungen stattfinden, welche in den Oogonien unterbleiben. Bei *Oedogonium* entsteht das Antheridium sowohl wie das Oogonium aus dem oberen Abschnitt bei einer Zelltheilung, nur ist das Antheridium von Anfang an als kleine scheibenförmige Zelle angelegt. Beim Oogonium wird der ganze Inhalt der Zelle zum Ei, der Inhalt des Antheridiums wird nur selten direkt zur männlichen Schwärmspore *(Oed. curvum)*, in der Regel findet eine Zweitheilung desselben statt.[3] Ganz Aehnliches gilt für die Phaeophyceen (betreffs *Cutleria* vergl. Bd. II. pag. 214 ff., Fig. 8), bei denen sich die mit der Differenzirung in der Gestalt der Gameten parallel gehende Differenzirung in der Entwicklung von Oogonien und Antheridien theilweise sehr deutlich verfolgen lässt *(Ectocarpus* z. B. hat isogame Befruchtung, und die Sporangien, in denen die Gameten entstehen, stimmen mit den Oogonien und Antheridien von *Cutleria* der Hauptsache nach überein. Es gilt dies selbst noch für Formen wie *Fucus*, bei denen die Differenz zwischen Spermatozoiden nnd Eiern so ungemein gross ist.

Die Antheridien von *Fucus* stehen an Zellfäden, welche der Wandung der als »Conceptacula« bezeichneten Thallusgruben entspringen (vergl. Bd. II., pag. 211, Fig. 7). Die Oogonien entstehen aus der Endzelle eines solchen (nur zweizelligen) Fadens, die Antheridien stellen Zellen dar, die als Auszweigungen an verzweigten Zellfäden entspringen. Sie enthalten1) ursprünglich nur einen Zellkern, das Protoplasma ist ausgezeichnet durch den Mangel an braunen Farbstoffkörpern. Es findet zunächst eine freie Vermehrung der Kerne durch wiederholte Zweitheilung statt, und es bilden sich auf diese Weise zahlreiche Zellkerne. Jeder derselben umgiebt sich dann mit Plasma, das sich am vorderen Ende stärker anhäuft als am hinteren. Jede der so gebildeten nackten Zellen wird zu einer kleinen männlichen Schwärmspore, einem Spermatozoid, das zwei Cilien, und in seinem Protoplasmakörper ein kleines Farbstoffkörperchen enthält. Auch im Oogonium findet eine Theilung des Zellinhaltes statt in acht Portionen (die durch wiederholte Zweitheilung entstehen), welche später als membranlose »Eier« aus dem Oogonium und Conceptaculum entleert werden.

---

[1] Es sind aber nicht etwa schon gebildete, vegetative Zellen, die zu Oogonien anschwellen, sondern die letzteren werden als solche gleich bei der Theilung einer Fadenzelle angelegt (vergl. Pringsheim, Beitr. z. Morph. und Syst. der Algen, in dessen Jahrb. Bd. I. Die Bezeichnung Oogonium rührt von Pringsheim her.

[2] So bei *Oedogonium tumidulum*, Pringsh., a. a. O. Taf. III. Fig. 5.

[3] Die Uebereinstimmung der Spermatozoiden mit den vegetativen Schwärmsporen giebt sich, abgesehen von der übereinstimmenden Gestalt — die Grössendifferenz kann dabei ausser Acht bleiben — auch dadurch zu erkennen, dass auch die Längsachse der Spermatozoiden, wie es scheint, dieselbe Richtung zur Fadenachse hat, wie die der vegetativen Zoosporen. Von den Androsporen mag hier ganz abgesehen sein.

Oedogonium und Fucus stimmen darin überein, dass der ganze Inhalt des Oogoniums zur Eibildung verwendet wird. Bei andern Algen wird vor der Befruchtung ein Theil der Plasmasubstanz der Eizelle abgeschieden, ein Vorgang, den wir wohl der Bildung der »Richtungskörper« an thierischen Eiern vergleichen dürfen (mehr noch stimmt die Bildung der Bauchkanalzellen der Archegoniaten damit überein). Die Abscheidung eines nicht zur Eibildung verwendeten Theiles des Oogonium-Inhaltes kommt schon bei Oedogoninm-Arten vor: für *Oed. diplandrum* giebt Juranyi2) an, dass ein Theil des die farblose Stelle am Oogonium-Inhalte bildenden Plasmas ausgestossen wird. Bei *Coleochaete*3) schwillt eine Zelle behufs der Oogonium-Bildung an und verlängert ihren oberen Theil in einen engen Schlauch; dieser ist von farbloser Plasmasubstanz erfüllt, die bei der Oeffnung ausgestossen wird (ob vorher eine Kerntheilung stattfindet und einer der Kerne mit ausgestossen wird, ist nicht bekannt). Auch bei *Vaucheria* findet sich ein ähnlicher Vorgang. Das Oogonium entsteht als papillenförmiger Auswuchs an dem ungegliederten Schlauche. In älteren Stadien, wo das Oogonium schon durch eine Querwand nach unten abgegrenzt ist, wird das obere Drittel von farbloser Substanz eingenommen, welche dann durch die gequollene Oogoniummembran hindurch einen Fortsatz treibt, der sich zu einer Kugel abrundet und vom Ei ausgestossen wird4). Vom *Characeen*-Oogonium werden am unteren Theil desselben eine oder mehrere kleine Zellen abgeschnitten (Braun's Wendungszellen); die Bedeutung derselben scheint, wie in den eben erwähnten Fällen darin zu liegen, dass ein Theil des Oogonium-Inhaltes von der Eibildung ausgeschlossen wird.

Schon bei einigen grünen Algen lässt sich die Entwicklung von Antheridien und Oogonien nicht mehr direkt parallelisiren. So bei *Coleochaete*. Die Oogonien entstehen hier wohl allgemein aus den Endzellen der Zellreihen, welche den Thallus zusammensetzen· Der Ursprung der Antheridien ist ein verschiedener, bei *Coleochaete scutata* bildet sich nach Pringsheim eine ältere Zelle des scheibenförmigen Thallus, welche ihre (vegetative) Theilungsfähigkeit schon längst verloren hat, zum Antheridium um, indem sie sich in vier Zellen theilt, deren Inhalt sich je zu einem Spermatozoïd ausbildet; bei den andren *Coleochaete*-Arten entstehen die Antheridien als papillenförmige Sprossungen zu zwei oder drei an vegetativen Zellen, der Inhalt jeder Papille wird zum Spermatozoïd. Würden die Antheridien an der Endzelle einer Zellreihe nur zu zweien auftreten, oder entstünden beim Auftreten von drei Antheridien-Papillen zwei derselben aus Theilung einer Anlage, so könnte man sie allenfalls noch als Umbildungen von Gabelästen der Endzellen betrachten, wodurch sie dann mit den Oogonien

---

1) Das Folgende bezieht sich auf *Fucus vesiculosus* und *serratus* aus der Ostsee.

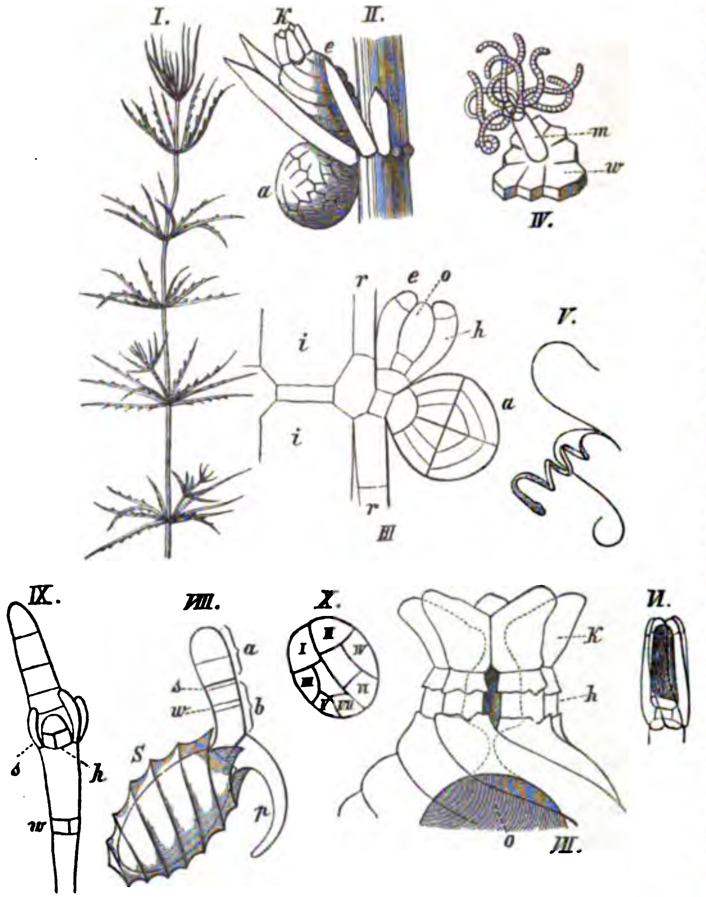
2) Juranyi, Jahrb. für wissensch. Bot. IX. pag. 1.

3) Pringsheim, Beitr. zur Morphologie und Systematik der Algen in dessen Jahrb. II. Bd.

4) Vgl. V. ornithocephala. Strasburger, über Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl. pag. 90.

gleiche Entstehung zeigen würden, allein das erscheint nach den vorliegenden Daten ausgeschlossen.

Dasselbe gilt für die Characeen[1], welche für das Studium der morphologischen Werthigkeit der Sexual-Organe und der Fortpflanzungs-Organe überhaupt interessante Anhaltspunkte bieten. Die Einzelentwicklung der Antheridien und der umhüllten, als Eiknospen bezeichneten, Oogonien von *Chara* ist eine durchaus abweichende, es fragt sich nur, ob die Stellungsverhältnisse übereinstimmen und ob sie durch Umbildung derselben vegetativen Theile entstehen, und dadurch eine ursprünglich gleiche Entstehung erkennen lassen.



(B. 441.) Fig. 120.

(Aus Falkenberg, die Algen Bd II. des Handbuchs) I Spross von *Chara fragilis*, II Blatt von *Chara* mit Blättchenwirtel a Antheridium, e Eiknospe mit dem Krönchen K. III Optischer Längsschnitt durch einen Blattknoten, i Internodialzellen zwischen denselben die schmale Blattknotenzelle, a Antheridium, e Eiknospe mit den Hüllschläuchen h und dem Oogonium o, r r Rindenlappen. IV Eine Wandungszelle w des Antheridiums, m Manubrium mit den daran sitzenden Spermatozoïd-erzeugenden Fäden. V Spermatozoïd, VI Junge Eiknospe, VII Spitze der befruchtungsfähigen Eiknospe, VIII Keimung (p Hauptwurzel, s Stengelknoten, w Wurzelknoten, a Vorkeimspitze. IX Vorkeim, h Anlage des Hauptsprosses.

»Die Antheridien finden sich bei den Charen stets an den Blättern und entstehen durch eigenthümliche Entwicklung einer Endzelle des Blattes, sei es des Hauptstrahls oder eines Seitenstrahls. Bei den Nitellen mit einfach getheilten Blättern (*N. syncarpa, flexilis*) ist ein einziges, terminales Antheridium vorhanden, das den Hauptstrahl über der Ursprungsstelle der Seitenstrahlen begrenzt, somit der mittleren Zinke des meist dreigabeligen sterilen Blattes entspricht. Bei den Nitellen mit wiederholter Theilung der Blätter (*N. flabellata, gracilis* etc.) wiederholt sich das Antheridium gewöhnlich auch auf den Seitenstrahlen des Blattes, jedoch stets mit Ausnahme der Seitenstrahlen letzten Grades, welche nie Antheridien tragen, sondern die Antheridien als Gabelspitzen umgeben. Die Antheridien erscheinen daher bei den Nitellen gabelständig. Bei den Tolypellen befinden sich die Antheridien niemals auf dem Hauptstrahl des Blattes, sondern terminal auf den kürzesten einfachen Seitenstrahlen der unteren Blattgelenke oder auch im Grunde des Quirls selbst auf kurzen Stipularstrahlen[1]). Bei *Chara* sind die Antheridien seitlich und vertreten die Stelle der kleinen, eingliedrigen Seitenstrahlen des Blattes- (der Blättchen)- und zwar gewöhnlich die Stelle des innersten, dem Stengel zugewendeten Blättchens; seltener treten auf der einen oder auf beiden Seiten des Antheridiums noch weitere Antheridien statt Blättchen auf« (A. Braun a. O. pag. 53). — Die Theile des Vegetationskörpers, welche zur Bildung der Antheridien verwendet werden, sind also bald ein Seitenblättchen in toto, bald das Endglied eines Blattes bald eine Stipula; die Uebereinstimmung besteht im Grunde nur darin, das die Antheridien immer blattbürtig sind und aus Umbildungen von Blatttheilen hervorgehen. Dagegen hält Braun die Eiknospe für ein Gebilde mit dem »morphologischen Rang eines Sprosses«. »Die Lage der Sporenknöspchen ist bei den Characeen ebenso verschiedenartig, als die der Antheridien, doch erscheinen sie niemals gipfelständig auf dem Hauptstrahl des Blattes. Bei den Nitellen stehen sie bald einzeln, bald zu mehreren nebeneinander auf der Innenseite des Blattgelenks (Blattknotens) sei es des Hauptstrahles oder der Seitenstrahlen. Bei monöcischen Arten erhalten sie dadurch ihre Stelle unterhalb des Antheridiums. Bei manchen Tolypellen umgeben sie in grosser Zahl die auf kurzen Seitenstrahlen befindlichen Antheridien, sowohl an den Blattgelenken als am Grunde des Quirls. In der Gattung *Chara* stehen sie auf der Innenseite der Blattgelenke und zwar bei diöcischen Arten in der Achsel des innersten Foliolums — bei monöcischen Arten stehen sie in der Achsel des Antheridiums«. Diese axilläre Stellung (»wie der Zweig aus dem Basilarknoten des Blattes, so entspringt die Eiknospe aus dem Basilarknoten eines Blättchens; wie dem zweigtragenden Blatt der nach oben gehende Berindungslappen fehlt, so fehlen auch dem Blättchen, welches die Eiknospe trägt, die nach oben gehenden Berindungszellen« etc. pag. 69 a. a. O.) war es hauptsächlich, die Braun zu der oben erwähnten Deutung bestimmte. Dazu kommt, dass aus der unter dem Oogonium liegenden Zelle fünf Schläuche entspringen, ähnlich wie ein Blattwirtel an einem Sprossknoten entsteht. Dieser Punkt fällt hier indess nicht in Betracht. Denn die Gliederung von Blatt und Stamm ist bei den Charen eine so übereinstimmende, dass der Unterschied beider hauptsächlich nur in der begrenzten Entwicklungsfähigkeit beider besteht. Zudem fehlt der Basalzelle des Oogoniums, welche die Hüllschläuche erzeugt, ebenso wie den Blattknotenzellen die Halbirungswand, welche in den Stammknotenzellen auftritt. Vegetative Sprosse an der Stelle, wo die Eiknospen entspringen, kommen ferner nur ausnahmsweise vor (von Braun a. a. O. pag, 65 bei *Nitella flabellata* in einigen Fällen beobachtet) Es entspringt hier dann ein Spross an Stelle eines Blättchens, (denn in der That vertreten die Eiknospen der Nitellen offenbar die Stelle von Seitenblättchen) ein Vorkommniss, das indess auch sonst nicht ohne Beispiel dasteht. Jedenfalls aber zeigen die Nitellen, dass der axillären Stellung der Eiknospen bei *Chara* kein grosser Werth beizumessen ist, umsomehr als aus demselben Basilarknoten mit den Eiknospen auch zwei Blättchen entspringen[2]). Es liegt also keinerlei Nöthigung vor, die Eiknospen als metamorphe Sprosse zu betrachten, sondern sie können wie die Antheridien als blattbürtig angesehen werden, es sind die Oogonien Organe *sui generis*, die wie die Antheridien bei den einzelnen Arten verschiedene Theile des Blattes zu ihrer Bildung beanspruchen, bei den monöcischen Arten aber immer unterhalb der Antheridien stehen, woraus wie Celakovsky hervorgehoben hat, die verschiedene Stellung der Eiknospen bei *Nitella* und *Chara* sich ergiebt[1]). Die teratologischen Befunde habe ich hier absichtlich unberücksichtigt gelassen. Sie sind in einigen Angaben A. Braun's niedergelegt. Er sah bei *Nitella syncarpa* Eiknospen, bei welchen die Hüllschläuche sich zum freien Quirl entwickelt hatten, während die sonst zum Oogonium werdende Zelle als verlängerte Zelle erschien, welche die den Endgliedern der Nitellen gewöhnliche, mit auffallender Schichtung der Zellhaut verbundene Zuspitzung zeigte.« »Hier hatte sich das aufgelöste Sporenknöspchen in einer, völlig der Blattnatur entsprechenden Weise abgeschlossen. Andererseits sah ich aber auch mehrmals (namentlich bei *Nitella flabellata)* gewöhnliche vegetative Sprosse mit völlig normaler Bildung des Stengels und der Blattquirle zwischen den Seitenstrahlen des Blattes (also an der Stelle, wo sonst die Sporenknöspchen sich befinden, erscheinen; doch fehlen bis jetzt Mittelstufen), durch welche die Möglichkeit der wirklichen Umbildung des Sporenknöspchens in solche vegetative Sprosse bestimmt nachgewiesen werden könnte.« Bei der grossen Uebereinstimmung von »Blatt« und Stamm bei den Charen ist auch eine direkte Umbildung einer Eiknospenanlage in einen Spross durchaus nicht undenkbar.

---

[1] Vergl. A. Braun, Ueber die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Charen. Monatsber. der Berl. Akademie 1852 u. 1853 (speciell im letzteren Jahrg. pag. 53 ff.). Eine ausführliche Schilderung des Aufbaus und der Entwicklung hat Sachs gegeben, (s. Goebel, Grundzüge der Systematik etc. pag. 58 ff.), eine Diskussion über die Bedeutung der Sporenknospen (Eiknospen) Celakowsky in Flora 1878. No. 4 u. 5.

---

[1]) Als Stipula bezeichnet Braun einzellige Schläuche, die aus den Basilarknoten der Blätter entspringen; vergl. die Abbildungen von Sachs, Fig. 30, 31, 32 a. a. O., pag. 60 u. 61. Sie sind offenbar nichts anders als der erste, rudimentäre Blättchenwirtel.

[2]) Wie wenig Gewicht auf die Stellungsverhältnisse zu legen ist, zeigt auch der Umstand, dass am »Vorkeim« die Anlage des Hauptsprosses dieselbe Stellung hat wie die Blättchen des ersten Blattwirtels, (vergl. de Bary, Zur Keimungsgeschichte ,der Charen. Bot. Zeit. 1875 pag. 377 ff. Taf. VI Fig. 42—45), während die Seitensprosse der Hauptpflanze axillär stehen.

Auch die Sexualzellen selbst unterscheiden sich nun aber viel schärfer von den vegetativen, die Spermatozoïdbildung zeigt der vegetativen Schwärmsporenbildung (die aber bei *Chara* z. B. ganz fehlt) gegenüber bedeutende Differenzen. Indem wir den Aufbau des *Chara*-Antheridiums als bekannt voraussetzen resp. auf die Schilderung desselben im zweiten Bande dieses Handbuches verweisen, soll hier nur auf die Spermatozoidentwicklung kurz eingegangen werden. Charakteristisch für dieselbe ist die hervorragende Rolle, welche der Zellkern beim Aufbau des Spermatozoidkörpers spielt, der seiner Hauptmasse nach aus Zellkernsubstanz besteht, deren Uebertragung auf das Ei bei der Befruchtung von hervorragender Bedeutung erscheint.

Es geht der eben erwähnte Satz sowohl aus der Entwicklungsgeschichte als aus den chemischen Reactionen des fertigen Spermatozoids[2]) hervor. Das fadenförmige Spermatozoid von *Chara* (Fig. 120, V) zeigt 3—4 Windungen und trägt an seinem vorderen, zugespitzten Ende zwei lange Cilien, das hintere Ende des Schraubenbandes hat bei *Chara aspera* die Gestalt eines kugeligen oder ovalen Bläschens, in welche sich einige glänzende Tröpfchen (wahrscheinlich Fett) befinden. Das Schraubenband besteht seiner Hauptmasse nach aus einer Substanz, deren Reactionen mit denen der Nucleine, welche den wichtigsten Bestandtheil der Zellkerne ausmachen, übereinstimmt. Diese Hauptmasse des Schraubenbandes wird von einer dünnen Hülle umschlossen, welche weder von Pepsin noch von concentrirter Salzsäure, verdünnter Kochsalz- oder Sodalösung gelöst wird, auch der grösste Theil des hinteren Bläschens zeigt diese Reaction, besteht also wahrscheinlich wie die Hülle aus »Plastin«, während die Cilien ihrer Hauptmasse nach aus einer in Pepsin löslichen, in Kochsalz und concentrirter Salzsäure unlöslichen Substanz bestehen, von dem Schraubenband also ihrer chemischen Beschaffenheit nach verschieden sind. Das Schraubenband also stimmt in seiner chemischen Zusammensetzung überein mit den »Köpfen« thierischer Spermatozoen, die Cilien mit den »Schwänzen« der ersteren, die ebenfalls aus Eiweisskörpern bestehen. Mit diesen mikrochemischen Ergebnissen stimmt auch die Entwicklungsgeschichte überein. Schon Schacht hatte erkannt, dass der Zellkern der Spermatozoid-Mutterzellen sich in hervorragender Weise bei der Spermatozoidbildung betheiligt. Neuere Angaben liegen vor von Schmitz und Zacharias. Nach Schmitz[1]) bildet der Zellkern durch direkte Umgestaltung den Körper des Spermatozoids, indem seine peripherische Schicht sich verdichtet und zu einem spiralig eingerollten Bande spaltet. Nur das vordere, cilientragende Ende geht aus dem Protoplasma der Spermatozoidmutterzelle hervor. Zacharias (a. a. O. pag. 849) lässt unentschieden, ob das Vorderende mit den Cilien die von Schmitz angegebene Entstehung zeige, oder vielleicht aus dem Kerne hervorgestreckt werde. Im Uebrigen kommt er im Wesentlichen zu ähnlichen Resultaten wie Schmitz, nur soll das hintere Bläschen höchst wahrscheinlich nicht aus dem Kernprotoplasma, sondern aus dem Zellprotoplasma hervorgehen.

---

[1]) Es lassen sich noch eine Anzahl von Gründen gegen die gewöhnliche Auffassung, dass die Eiknospen Sprossnatur besitzen, aufführen. So das regelmässige Vorkommen von fünf Hüllschläuchen, während die Zahl der Blätter resp. Blättchen in einem Quirl gewöhnlich eine andere ist. Ferner phylogenetische: wir müssen offenbar annehmen, dass die Oogonien ursprünglich nackt waren, wie bei anderen Chlorophyceen und die Umrindung erst später auftrat. Die wichtigsten Gründe aber sind die oben angeführten: die offenbare Homologie der Eiknospen von *Chara* und *Nitella* (obwohl letztere nicht axillär sind), ferner die Thatsache, dass vegetative Sprosse normal an Stelle der Eiknospen sich überhaupt nicht finden, und die von der der Stammknoten abweichende Theilung in der Basalzelle der Eiknospe.

[2]) Betr. derselben, vergl. Zacharias, über die Spermatozoiden. Bot. Zeit. 1881, pag. 827 f.

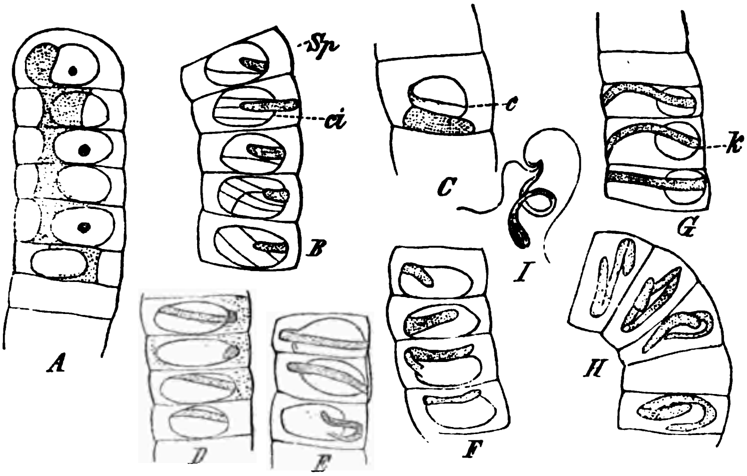


Fig. 121. (B. 442.)

Chara Spermatozoidentwicklung. In A liegt das Protoplasma dem Zellkern als breites Band auf einer Seite an. In C ist eine Zelle gezeichnet, in welcher die Cilienbildung bereits begonnen hat (eine Cilie läuft als feiner Faden über den Zellkern hin), das Zellplasma zur Bildung desselben (und des cilientragenden Vorderendes) aber noch nicht aufgebraucht ist. Auch in B sind die Cilien gezeichnet, in den andern Figuren nicht. In H fast fertige Spermatozoiden, I (nach Sachs) ein freigewordenes Spermatozoid von *Nitella flexilis*.

Meine eigenen Wahrnehmungen an zwei Charaspecies stimmen mit diesen Angaben nicht überein. Die Mutterzellen der Spermatozoiden sind in den Antheridien bekanntlich zu langen Zellfäden angeordnet, die man in Analogie mit thierischen Verhältnissen etwa als Spermatophoren bezeichnen könnte. Aus jeder Fadenzelle geht ein Spermatozoid hervor. Die jungen Spermatozoidmutterzellen zeigen einen relativ grossen Zellkern dem körnigen Protoplasma, von dem er sich scharf abhebt, in der Mitte eingebettet. Die folgenden Stadien wurden theils frisch, theils nach kurzer Einwirkung von Osmiumsäure und Färbung mit Essigsäure-Methylgrün oder Haematoxylin mittelst einer Zeiss'schen Oelimmersion untersucht. Die erste wahrgenommene Veränderung ist die, dass sich das Zellplasma in Form eines breiten Bandes an einer Seite des Zellkernes anlegt (Fig. 121, A), der dabei entweder seine centrale Lage in der Zelle beibehält oder mehr nach einer Seite derselben rückt. (Zacharias dagegen giebt a. a. O. an, die Kerne rücken an eine Aussenwand der Zelle, das Plasma hingegen sammelt sich mehr an der entgegengesetzten

---

[1]) Untersuchungen über die Struktur des Protoplasma's und der Zellkerne. Sitz.-Ber. der niederrhein. Ges., 13. Juli 1880, pag. 31 des Sep.-Abdr.

Seite an). Zuerst entstehen nun die Cilien. Ehe von dem Körper des Spermatozoides irgend etwas zu sehen ist, sieht man feine Contouren über den Zellkern verlaufen. Die Cilien gehen also sicher aus dem Zellplasma hervor, das zu ihrer Bildung verbraucht wird, ohne dass ich über diesen Vorgang im Einzelnen etwas Näheres anzugeben wüsste. Die ersten Anfänge des Spermatozoidkörpers selbst erscheinen in Form eines stark lichtbrechenden Knopfes an einer Seite des Zellkerns. Untersucht man etwas ältere Stadien, so sieht man, wie der Körper des Spermatozoids in Form eines ziemlich breiten Bandes als Verlängerung jenes Knopfes aus dem Zellkern hervorwächst. Von einer »Spaltung« des peripherischen Theiles des Zellkerns habe ich hier also nichts gesehen. Würde eine solche stattfinden, so wäre zu erwarten, dass das junge Spermatozoid dem centralen Theile des Zellkerns dicht anliege. Dies ist aber, wie die Figuren zeigen nicht der Fall: das Spermatozoidband steht vielmehr vom Zellkern oft weit ab und legt sich der Zellwand an. Der Vorgang scheint nach dem Obigen vielmehr der zu sein, dass der Zellkern zuerst auf einer Seite einen bandförmigen Auswuchs bildet, der sich allmählich verlängert, wobei die übrige Substanz des Zellkerns (mit Ausnahme des farblosen Bläschens) zum Wachsthum dieses Bandes verwendet wird; man sieht dem entsprechend auch deutlich, wie der Zellkern mit dem Fortschreiten der Spermatozoidentwicklung an Volumen abnimmt. Später findet dann noch eine Verlängerung des Spermatozoidbandes statt. Das bläschenförmige Hinterende aber geht, wie mir in Uebereinstimmung mit Schmitz kaum zweifelhaft scheint, ebenfalls aus dem Zellkern hervor. Es wird also zur Spermatozoidbildung der ganze Zellinhalt verwendet, der aber eigenthümliche Umgestaltungen erleidet. Wahrscheinlich ist auch die Spermatozoidentwicklung auch anderwärts eine ähnliche. Jedenfalls entsteht, wie schon Hofmeister und Schacht betonen, der Körper des Spermatozoids überall unter hervorragender Betheiligung des Zellkerns.

Es würde für die hier verfolgten Zwecke von wenig Belang sein, die Zelltheilungsfolgen, durch welche die Antheriden der Muscineen und »Gefässkryptogamen« zu Stande kommen, hier im Einzelnen zu schildern. Es genüge, daran zu erinnern, dass das fertige Antheridium im Wesentlichen überall denselben Bau hat: ein bei den verschiedenen Abtheilungen verschieden geformter, gestielter oder ungestielter Zellkörper, der aus einer Wandschicht und dem von derselben umschlossenen Complex von Spermatozoïd-Mutterzellen besteht, zuweilen wie bei den Marattiaceen, Lycopodiaceen und Ophioglosseen auch in das Gewebe der Geschlechtsgeneration versenkt ist. In der Entwicklung der Antheridien weichen Muscineen und Gefässkryptogamen ab. Bei letzteren erfolgt in der Antheridienanlage früh schon die Sonderung des Theiles, aus dem die Wand hervorgeht und desjenigen, der die Spermatozoïd-Mutterzellen liefert. Die letzteren lassen sich ihrer Abstammung nach auf eine Zelle, die »Centralzelle« des Antheridiums zurückführen. Bei den Muscineen ist dies nicht der Fall, es erfolgt die Scheidung von Wand und Inhalt später, bei den meisten Jungermannien gehen die Spermatozoïdmutterzellen aus zwei, bei den Marchantieen und Laubmoosen aus viel mehr übereinander gestellten Zellen hervor. Die Oogonien, hier Archegonien genannt, unterscheiden sich von denen der Algen hauptsächlich durch den Besitz eines ursprünglich geschlossenen, erst bei der Reife sich öffnenden Leitungsweges für die Spermatozoïden, des Oogonien-»Halses«. Charakteristisch ist auch für die ganze Archegoniatenreihe die Entwicklung der Eizelle: der Umstand, da
die im Bauchtheil des Archegonium liegende Centralzelle sich theilt in eine ober
kleine, später zu Grunde gehende, die Bauchkanalzelle, und eine untere, di
später sich zur Eizelle abrundet. Jenes von der Eizellanlage abgetrennte Stüc
lässt sich vergleichen mit den Richtungskörpern thierischer Eizellen, welche de
neueren Angaben zu Folge ebenfalls Partieen der Eizelle darstellen, welche nac
vorausgegangener Kerntheilung vom Ei ausgestossen werden und zu Grunde gehe
Auch bei den in Rede stehenden pflanzlichen Eizellen liegt der Modus des Be

fruchtungsaktes wohl überall darin, dass die Kernsubstanz des Spermatozoïds mit dem Kern der Eizelle verschmilzt und dadurch die Eizelle zur Embryobildung befähigt, während sie, wenn die Befruchtung nicht erfolgt, in normalen Fällen zu Grunde geht.

Was zunächst die Beziehungen der Sexualorgane der Archegoniaten zu den vegetativen Theilen betrifft, so werden die ersteren gewöhnlich als »metamorphosirte Trichome« bezeichnet, weil sie aus Oberflächenzellen hervorgehen, auch in einigen Fällen bezüglich ihrer Stellung mit Haargebilden übereinstimmen. Es ist das aber, wie schon früher hervorgehoben wurde, eine rein äusserliche, nur die Entstehungsart ins Auge fassende Benennung.

Auch in rein formaler Beziehung passt diese Bezeichnung nicht auf die ins Gewebe versenkten Antheridien der oben genannten Gefässkryptogamen und auf die Archegonien von *Anthoceros*, die ebenfalls vollständig ins Gewebe versenkt sind. Zudem stehen die Sexualorgane vielfach an Stellen, wo anderweitige Organe, namentlich »Trichome« gar nicht vorkommen. So bei den thallosen Lebermoosen, welche ihre Sexualorgane auf der Rückenseite des Thallus tragen, welcher bei *Riccia*, *Marchantia* etc. keinerlei Haarbildungen trägt, während bei *Pellia* z. B. auch die Thallus-Rückenseite schleimabsondernde, rasch vergängliche Papillen trägt.

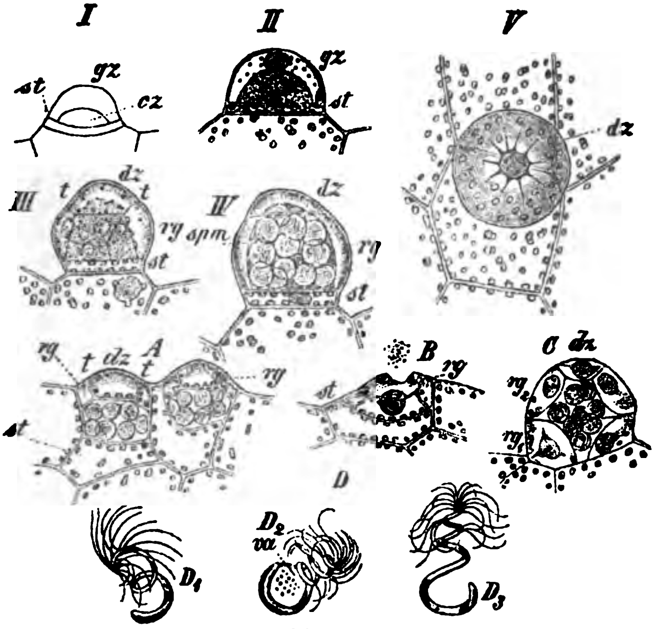


Fig. 122. (B. 448.)

Antheridien und Spermatozoïden homosporer Farne (I—V und A—B nach Kny) C und D nach Sadebeck. I—V Antheridienentwicklung von *Aneimia hirta* cz Centralzelle, gz Wandzelle (aus der die Wand hervorgeht) st Stiel, Spm Spermatozoïdmutterzellen, A—B Antheridien von *Ceratopteris thalictroïdes*, A zwei noch nicht geöffnete Antheridien, B ein schon geöffnetes, im Innern desselben ist eine Spermatozoïdmutterzelle mit schon entwickeltem Spermatozoïd zurückgeblieben. C Antheridium von *Gymnogramme sulfurea*, D ausgebildete Spermatozoïden, D, von *Pteris aquilina*, D2 und D3 von *Gymnogramme sulfurea*, va körnerführende Blase.

Antheridien und Archegonien der thallosen Formen stimmen, von kleinen Verschiedenheiten abgesehen, in Bezug auf den Ort und die Art ihrer Anlegung überein[1]). Auch für die foliosen Formen hat Leitgeb[2]) eine solche, allerdings nicht ganz durchgreifende Uebereinstimmung chgewiesen. Die Antheridien der beblätterten Lebermoose entstehen aus den seitenständigen egmenten, sie stehen in den Blattachseln. Am Grunde des Blattes werden durch der Blattfläche rallele Theilungen Segmente herausgeschnitten, die sogleich nach ihrer Bildung zu den papillösen Antheridienanlagen auswachsen, deren erste vor der Blattmitte steht. LEITGEB hebt hervor, dass die Stellung der Antheridien, z. B. bei *Radula* übereinstimme mit der von Haaren, wie sie bei Laubmoosen, in ähnlicher Entstehungsweise sich finden (vergl. Fig. 35, A, wo t die Anlage eines solchen Haares darstellt). Unter den foliosen Lebermoosen sind Haarpapillen bei sterilen Sprossen nur von *Scapania* bekannt, wo sie in ganz gleicher Weise wie die Antheridien angelegt werden, eine Thatsache, welche von LEITGEB (a. a. O. pag. 44) als besonders wichtiger Beleg für die Bezeichnung der Antheridien als metamorphosirter Trichome hervorgehoben wird. Ich kann aber auf die angeführte Thatsache um so weniger Gewicht legen, als sie, wie erwähnt, isolirt steht, ferner weil, wie wohl allgemein angenommen wird, die foliosen Jungermannien sich aus den thallosen herausgebildet haben, bei denen eine solche Uebereinstimmung mit den Haaren, wie oben erwähnt, nicht zu constatiren ist; drittens endlich, weil die Archegonienbildung uns zeigt, dass die Sexualorgane in ihrer Entstehung nicht an bestimmte Theile des Vegetationskörpers gebunden sind. Die Anlage der Archegonien tritt näher am Vegetationspunkt auf, als die der Antheridien. Vielfach erfolgt aber aus den fertilen Segmenten noch die Bildung von *Perianthien* (vergl. Bd. II, pag. 351). LEITGEB hat gezeigt, dass die aus den fertilen Segmenten sich entwickelnden Perianthiumtheile ihrem morphologischen Werth nach Blätter sind, welche in ihren Achseln die Archegonien ganz in gleicher Weise tragen, wie dies für die Antheridien der Fall ist«. (a. a. O. pag. 51.) Wo aber die Anlage des Archegoniums in noch frühere Stadien der Segmententwicklung fällt, also noch näher an die Spitze des Stämmchens rückt, wo sie in den Segmenten früher auftritt, als die Blattanlage und früher als die Halbirungswand, da bleibt für die Blattbildung kein Raum mehr, sie wird vollständig unterdrückt und auch die Stammscheitelzelle der fertilen Sprosse wird zur Archegonienbildung verwendet. Hier hört die Möglichkeit der Bezeichnung als »Trichome«, auch wenn man sich rein auf den formal-entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt stellt, auf, ich finde in diesem Verhalten eine Bestätigung des früher aufgestellten Satzes, »dies Alles zeigt uns, dass wir es hier (bei den Sexualorganen) mit Organen *sui generis* zu thun haben, zu deren Bildung verschiedene Theile des Vegetationskörpers verwendet werden.« (pag. 130.) Antheridien und Archegonien der foliosen Lebermoose, wie die Archegoniaten überhaupt aber haben unzweifelhaft dieselbe morphologische Dignität. Es erinnert übrigens das Vorrücken der Archegonien gegen den Scheitel mit Unterdrückung der Blattbildung an die früher (Bd. II, pag. 339) geschilderte Brutknospenbildung von *Scapania nemorosa*. An den unteren Blättern der betreffenden Sprosse ist nur die Spitze des Blattoberlappens mit Brutkörnern besetzt, weiter oben verkümmern die Blätter immer mehr, bis schliesslich an Stelle jedes Blattes eine Brutkörner-Gruppe tritt.

---

[1]) Auch scheinbar abweichende Formen bilden keine Ausnahme. Bei *Marchantia* z. B. erden die Archegonien ebenso wie die Antheridien auf der Thallus-Oberseite angelegt, erst äter erscheinen sie auf die Unterseite verschoben.

[2]) Untersuchungen über die Lebermoose. II, pag. 51.

Auch bei den Laubmoosen finden sich den eben geschilderten analoge Verhältnisse. *Fontinalis* ist eines der am Genauesten untersuchten Beispiele. Das erste Antheridium entsteht aus der Scheitelzelle, die folgenden, ähnlich wie am vegetativen Spross Blattanlagen, aus den Segmenten der ersteren, die weiteren regellos aus Oberflächen-Zellen, eine Thatsache, die zeigt, dass sogar an ein und derselben Pflanze der Ursprungsort der Sexualorgane ein verschiedener sein kann, dass derselbe für die »morphologische« Auffassung der Sexualorgane selbst mithin offenbar von untergeordneter Bedeutung ist. Archegonien und Antheridien stimmen bei den Archegoniaten insoweit bezüglich ihrer Entwicklung überein, als beiderlei Sexualorgane aus je einer Zelle hervorgehen, ferner darin, dass die Stellungsverhältnisse beider analoge zu sein pflegen[1]), obwohl bei den Prothallien der Gefässkryptogamen die Antheridien nicht wie die Archegonien an bestimmte, hinter dem Vegetationspunkt liegende Stellen gebunden sind. Auch darin kann man noch eine Uebereinstimmung sehen, dass bei den meisten Lebermoosen Antheridium- wie Archegonium-Anlagen sich zunächst in zwei Theile theilen, eine untere Zelle, aus der der Stiel, und eine obere, aus der der Antheridien- resp. Archegonienkörper hervorgeht. Dann aber werden die Zelltheilungen ganz andere, was um so weniger auffallen kann, als die Antheridienbildung bei den einzelnen Formen auf keineswegs übereinstimmende Weise vor sich geht[1]), wogegen die Archegonienbildung bei allen übereinstimmend erfolgt. Bei den Laubmoosen geht die Uebereinstimmung in der Entwicklung von Antheridien und

---

[1]) Eine Ausnahme bildet z. B. *Sphagnum*.

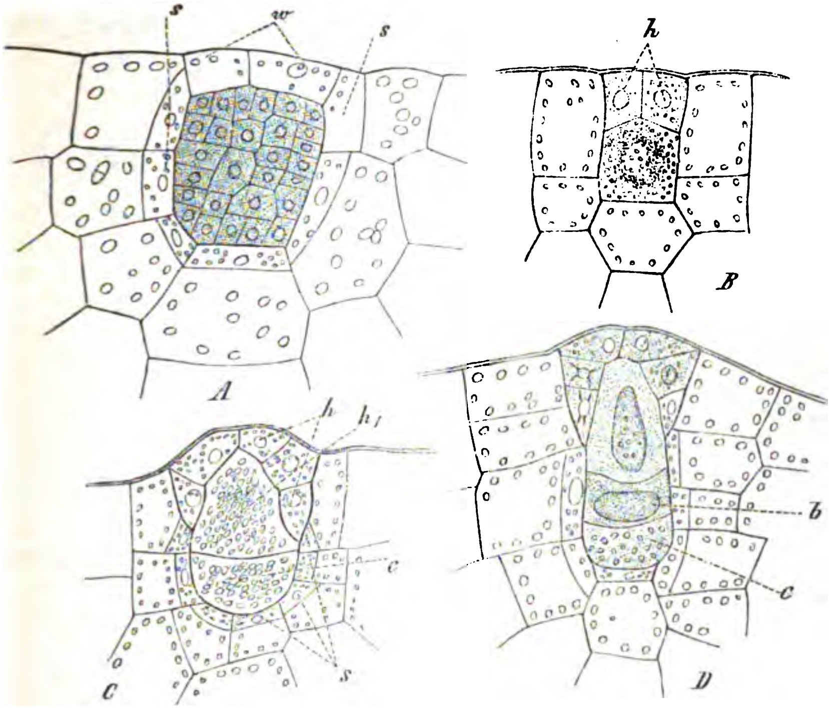


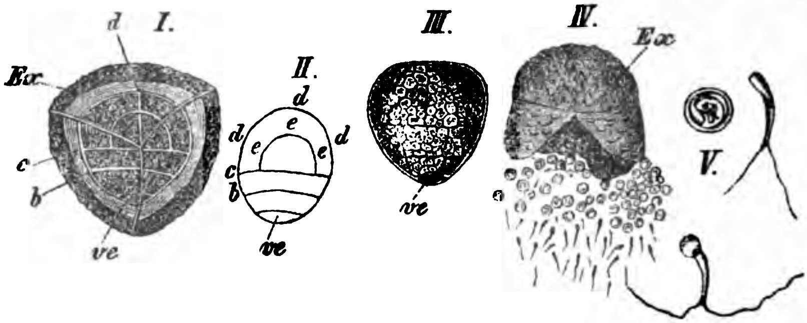
Fig. 123. (B. 444.)

Entwicklung der Sexualorgane von *Angiopteris pruinosa* β *hypoleuca* Miq. A Durchschnitt durch ein Prothallium, welcher ein junges Antheridium getroffen hat. Die Anlage der Antheridien (welche sowohl auf der Ober-, als auf der Unterseite des Prothalliums entstehen können), erfolgt, indem eine Prothalliumzelle sich durch eine Perikline theilt, in eine obere Zelle, die Deckelzelle, w, die später noch weitere Theilungen erfährt, und eine untere, die Centralzelle, welche sich in die Spermatozoïdmutterzellen theilt. Die benachbarten Prothalliumzellen bilden durch Theilung eine Schicht von »Mantelzellen« um das Antheridium. Die Prothalliumzellen enthalten Chlorophyll und Stärkekörner. Ganz ähnlich verläuft wie Fig. B zeigt, die erste Anlegung der Archegonien, nur wird die Deckelzelle (h) hier zum »Hals«, der aus vier Zellreihen besteht, zwischen die sich ein Fortsatz der Centralzelle (h_1 in C) eindrängt — die Halskanalzelle. b Bauchkanalzelle, c Zelle, die später zur Eizelle wird. Die Abscheidung von »Mantelzellen« seitens des Prothalliumsgewebes, welchem das Archegonium eingesenkt ist, erfolgt ganz ähnlich wie bei den Antheridien. (Nach Jonkman.)

Archegonien etwas weiter: es treten in der Archegonium-, wie der Antheridium-lage zunächst zwei schiefe, nach entgegengesetzten Richtungen geneigte Wände f (vergl. Fig. 26 B) die weiter folgenden Zelltheilungsprocesse, dagegen weichen beiden Sexualorganen ab. Bei vielen Gefässkryptogamen stimmen Archegonien-d Antheridien-Anlagen insoweit überein, als sie auf einem jugendlichen Entwicklungsstadium (von der zuweilen auch fehlenden Stielbildung sehen wir hier ab) bestehen aus einer Centralzelle (c Fig.) und einer Wandungszelle. Bei den Archegonien liefert die Centralzelle die Eizelle (+ Bauchkanalzelle) und die Halskanalzelle, die Wandungszelle den Halstheil des Archegoniums, in welchen sich die Halskanalzelle später eindrängt; in den Antheridien liefert die Centralzelle die Spermatozoïd-Mutterzellen, die Wandungszelle die Wand. Der Entwicklungsgang der beiderlei Sexualorgane weicht von dem der Antheridien und Archegonien der Moose beträchtlich ab[1]).

---

[1]) Es hängt dies zusammen mit der Gestalt der Antheridienanlage; in gestreckten Antheridien e bei *Marchantia* pflegt zunächst Bildung von Querscheiben einzutreten, während in den mehr geligen Antheridien (z. B. der foliosen Jungermannien) eine andere Zelltheilungsfolge stattdet.



(B. 445.) Fig. 124.

Keimung der Mikrosporen von *Selaginella (Martensii* und *caulescens)* nach PFEFFER. In III ist die Mikrospore getheilt in die Prothalliumzelle (ve) und das Antheridium, welches aus einem Complex von Spermatozoidmutterzellen besteht IV Entleerung des Antheridiums, V Spermatozoiden.

Bei den heterosporen Gefässkryptogamen ist bekanntlich die Produktion von Archegonien und Antheridien auf verschiedene Sporen vertheilt. Die Prothallienbildung tritt bei der Keimung derselben überall zurück, am meisten bei den kleinen männlichen Sporen, den Mikrosporen. Das Prothallium wird bei den heterosporen Farnen (Marsiliaceen und Salviniaceen nur durch eine einzige Zelle vertreten, ebenso auch bei den heterosporen Lycopodinen.[2]) Auch die Antheridien werden, denen der homosporen Formen gegenüber rudimentär: es fehlt die Bildung einer Wandschicht, das einzige Antheridium, welches gebildet wird, ist ein Complex von Spermatozoidmutterzellen. Die Bildung der weiblichen Sexualorgane, der Archegonien, dagegen stimmt mit der der homosporen Formen im Wesentlichen überein.

Dass bei den Samenpflanzen die Pollenkörner nichts anderes sind, als Mikrosporen, während der Embryosack der Makrospore entspricht, wurde oben bei Darstellung der Sporangienentwicklung hervorgehoben. An den Makrosporen der der Coniferen spielen sich denn auch Vorgänge ab, welche denen der heterosporen Gefässkryptogamen ganz entsprechen. Sie füllen sich wie z. B. eine Makrospore von *Isoëtes* mit Prothalliumgewebe, einzelne Zellen, die am Scheitel letzteren liegen, werden zu Archegonien, die sich ganz ebenso entwickeln wie der anderen höheren Archegoniaten nur dass (abweichend von den Gefässkryptogamen) eine »Halskanalzelle« nicht gebildet wird, der Halstheil sich nicht zur Zeit der Befruchtung öffnet. Es theilt sich nämlich die Archegonium-Mutterzelle durch eine Querwand in eine untere grössere Zelle, die Centralzelle, die später die Bauchkanalzelle von sich abgliedert (vergl. Fig. 18, I). Im Aufbau des Halstheils finden sich kleine Variationen, die um so weniger in's Gewicht fallen können, als derselbe seine ursprüngliche Funktion, den Spermatozoiden als Leitungsweg zu dienen, hier ganz verloren hat. So finden wir denn die Halszelle öfters ganz ungetheilt bei *Abies canadensis,* bei andern erscheint der Hals von oben gesehen als Rosette, die aus vier bis acht Zellen zusammengesetzt ist (Cupressineen, Fig. 18, I), die ihrerseits in mehrere Etagen abgetheilt sein können, *Picea excelsa, Pinus Pinaster* etc. Eine ganz ähnliche Etagentheilung zeigt z. B. der Archegonienhals bei *Isoëtes lacustris.*[1] Während bei letzterer Pflanze die die Eizelle umgebenden Zellen von den andern Prothalliumzellen sich nicht zu unterscheiden scheinen (nach den Abbildungen HOFMEISTER's), bilden die Zellen, welche die Eizellen der Coniferen-Archegonien umgeben, eine den Tapetenzellen in den Sporangien vergleichbare Hülle um dieselbe. Auch für diesen Vorgang fehlt es aber nicht an Beispielen bei den übrigen Archegoniaten: er findet sich bei Farnen (vergl. Fig. 123) und Equiseten, scheint aber den Lycopodinen zu fehlen.

---

[1]) Wie die Fig. 123 zeigt, wird bei den ins Gewebe versenkten Archegonien wie Antherid ein Theil der Wand von dem umgebenden Gewebe geliefert, ganz ebenso wie bei den eingesenk. Sporangien, z. B. *Ophioglossum*.

[2]) Ob die von MILLARDET angegebenen, später verdrängten zwei Zellen in der *Isoët* Mikrospore als rudimentäre Wandschicht des Antheridiums betrachtet werden können, wird si derzeit wohl kaum mit Sicherheit entscheiden lassen.

Die Uebereinstimmung der Pollenkörner mit den Mikrosporen zeigt sich zunächst darin, dass eine Theilung in zwei Zellen auftritt (Fig. 18 IV.), von denen die eine, dem Antheridium entsprechende zum Pollenschlauch auswächst, während die andere sterile die Prothalliumzelle darstellt, die sich noch weiter theilen kann. Bei *Abies pectinata* ist z. B. das Prothallium ein aus zwei Zellen, bei der Cycadee *Ceratozomia longifolia* ein aus drei Zellen bestehender Zellkörper, in anderen Fällen bleibt das Prothallium einzellig wie bei den heterosporen Gefässkryptogamen.

Statt des Antheridiums bildet sich wie erwähnt der Pollenschlauch, und zwar in den normalen Fällen erst dann, wenn das Pollenkorn auf die Mikropyle der Samenknospen gelangt ist. Bei der Antheridienbildung der Gefässkryptogamen-Mikrosporen zerklüftet sich der Zellinhalt der Antheridienzellen in eine Anzahl Spermatozoidmutterzellen. Bei Gymnospermen-Pollenkörnern findet ein Vorgang statt, den man mit dem eben erwähnten in Parallele zu setzen berechtigt ist, obwohl er nur in rudimentärer Form auftritt.[2] Der Zellkern der zum Pollenschlauch werdenden Zelle wandert in die Spitze derselben und theilt sich dort, um jeden der neuen Kerne findet Zellbildung statt, und die eine dieser Zellen pflegt sich (bei *Juniperus virginiana)* noch weiter zu theilen, die durch Theilung entstandenen nackten Zellen nehmen, sich in einer Ebene ausbreitend, das Ende des Pollenschlauches ein. Die Analogie dieser im Pollenschlauch gebildeten Zellen mit den Spermatozoidmutterzellen ist schon von HOFMEISTER hervorgehoben worden[3]), Spermatozoiden, die nur da auftreten, wo die Oeffnung der Sexualorgane im Wasser erfolgt, finden sich hier aber nicht, vielmehr tritt die befruchtende Substanz — wahrscheinlich die Bestandtheile einer der im Pollenschlauchende vor.

---

[1]) HOFMEISTER, Beitr. zur Kenntniss der Gefässkryptogamen. Abh. der Sächs. Ges. IV, pag. 127. Taf. 1, Fig. 2—6.

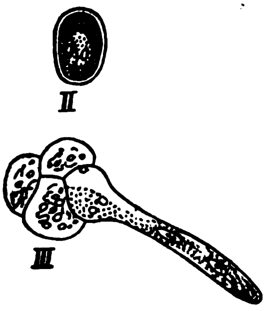
[2]) Vergl. neben den älteren Angaben HOFMEISTER's namentlich STRASBURGER, Ueber Befruchtung und Zelltheilung. pag. 17.

[3]) Vergl. Untersuchungen. pag. 132.

handenen nackten Zellen, vor Allem der Zellkern derselben — aus dem Pollenschlauche in die Eizelle über, um mit deren Kern zu verschmelzen. STRASBURGER fand in den Eizellen einen sphärischen, als Zellkern zu deutenden Ballen, der mit dem Kern der Eizelle verschmilzt, und offenbar aus dem Pollenschlauche stammt.

Die Struktur der Eizelle selbst ist übrigens noch keineswegs genügend erforscht, vor Allem die Natur der von HOFMEISTER für »Keimbläschen« gehaltenen, von STRASBURCER — wie ich glaube mit Unrecht — für Vacuolen erklärten Partien.

Mit dem eben kurz erwähnten Bau der Archegonien stimmen auch die der Cycadeen und der Gnetacee *Ephedra* im Wesentlichen überein. Bei einer anderen Gnetacee, der merkwürdigen *Welwitschia*¹) dagegen findet eine weitere Reduktion der Archegonienbildung statt: es unterbleibt die Bildung eines Halstheiles, die Archegonien bestehen aus einer einzigen Zelle. Es wird die Membran des Embryosackes an seinem Scheitel aufgelöst, einzelne Prothalliumzellen, welche sich von den benachbarten durch ihre Grösse und ihren reicheren Protoplasmainhalt unterscheiden, wachsen schlauchförmig in das Samenknospengewebe hinein. Diese Zellen sind die Archegonien, die also weder einen Halstheil noch eine Bauchkanalzelle bilden, der Pollenschlauch legt sich ihnen seitlich an. Das schlauchförmige einzellige Archegonium besitzt eine zwiebelförmig angeschwollene Basis; es erinnert durch seine schlauchförmige Verlängerung sehr an analoge Vorkommnisse im Eiapparat der Angiospermen.



(B. 446.) Fig. 125.

II Pollenkorn von *Narcissus poeticus* vor dem Schlauchtreiben: durch eine uhrglasförmige Wand ist eine kleine Prothalliumzelle abgegrenzt worden. III Pollentetrade von *Orchis fusca*. Eine Zelle derselben hat einen Pollenschlauch getrieben, in welchen die beiden Kerne (der der Prothallium- und der der schlauchtreibenden Zelle) eingewandert sind. Nach STRASBURGER.

Bei den Angiospermen geht die Reduktion der Sexualorgane in Pollenkorn wie Embryosack noch weiter. Es sind zwar, wie STRASBURGER²) gefunden hat, die Vorgänge im Pollenkorn ähnlich wie in dem der Gymnospermen, es wird auch hier die Pollenzelle vor der Bestäubung getheilt in zwei Zellen, von denen die kleinere die Prothalliumzelle ist, sie kann durch weitere Theilungen zu einem 2—3 zelligen Gewebekörper werden, meistens aber bleibt sie einfach. Allein die Abgrenzung der Prothalliumzelle von dem übrigen Polleninhalt erfolgt hier nicht mehr (oder doch nur in seltenen Fällen) durch eine feste Cellulosewand, gewöhnlich ist es nur eine Schicht vom Hautplasma, welche die beiden Zellen von einander trennt. Diese Trennungsschicht wird bald aufgelöst, die Prothalliumzelle löst sich von der Innenwand des Pollenkornes ab, und wird dabei spindel- oder halbmondförmig, eine Erscheinung, die wohl schon als Rückbildung aufzufassen ist. Die frei schwimmende Prothalliumzelle kann sich noch theilen, und die so gebildeten Zellen wandern in den Pollenschlauch ein, wo sie schliesslich unsichtbar werden. Ihr weiteres Schicksal ist nicht bekannt. Von *Malva*, dessen

---

¹) Vergl. STRASBURGER, Die Coniferen etc. pag. 95.

²) STRASBURGER, Ueber Befruchtung und Zelltheilung, Jena 1878. — Weitere Ausführungen bei ELFVING, Studien über d. Pollenkörner d. Angiospermen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIII.

Pollenkorn zahlreiche Schläuche bildet, giebt **Strasburger** neuerdings an[1]), dass der Pollen-Zellkern in Stücke zerfalle, noch ehe die Schlauchbildung beginne. Die einzelnen Zellkerntheile wandern dann wohl in die Pollenschläuche ein, und einer tritt wahrscheinlich als »Spermakern« aus dem Pollenschlauchende in die Eizelle über, um mit dem Kern derselben zu verschmelzen, und so die Befruchtung der ersteren auszuführen.

Die Vorgänge in der Makrospore der Angiospermen lassen sich nach den neueren Untersuchungen, von unbedeutenden Abänderungen abgesehen, auf ein einfaches Schema zurückführen (vergl. Fig. 116 V—VIII). Der Embryosack enthält ursprünglich einen Zellkern, dieser theilt sich, die beiden Zellkerne rücken in die entgegengesetzten Enden des Embryosack, hier findet wiederholte Zweitheilung statt, so dass in jedem Ende des Embryosacks vier Zellkerne liegen. Von diesen rücken zwei einander entgegen gegen die Mitte des Embryosacks hin, und verschmelzen dort zum secundären Embryosackkern, um die drei andern findet Zellbildung statt, so dass also in jedem Embryosackende drei Gruppen nackter Zellen liegen: die im Mikropyle-Ende des Embryosacks liegende stellt den »Eiapparat« vor, die entgegengesetzte die Antipoden oder Gegenfüsslerzellen, die keine weitere Rolle spielen, sondern nach der Befruchtung zu Grunde gehen. Dasselbe Schicksal trifft regelmässig zwei der Zellen des Eiapparates, denn nur eine der drei ist die Eizelle, und zwar ist diese etwas tiefer im Embryosack orientirt und etwas grösser als die beiden andern, **Strasburger**'s »Gehilfinnen« oder »Synergiden«. Was die Auffassung dieser Vorgänge betrifft, so liegt es wohl am nächsten, die Antipoden als rudimentäres Prothallium der Makrospore, den Eiapparat, oder wenigstens die Eizelle selbst, als einzellige Archegonien, wie bei *Welwitschia* aufzufassen. Wie bei letzterer Pflanze die rudimentären Archegonien, verlängern sich in einigen Fällen bei den Angiospermen die Gehilfinnen und durchbrechen die Embryosackwand. Die Rolle, welche die »Gehilfinnen« bei der Befruchtung spielen, ist noch keineswegs klar, es scheint aber, dass die befruchtende Substanz, die aus dem Pollenschlauch austritt (der »Spermakern«) direkt in die Eizelle übertritt, mit deren Kern er verschmilzt. In welcher Beziehung damit die Veränderungen, die in den Synergiden, oder in einer derselben stattfinden, stehen, ob von den Synergiden aufgenommener Pollenschlauchinhalt mit zur Ernährung der befruchteten Eizelle verwendet wird, wie **Strasburger** vermuthet (a. a. O. pag. 7) das muss vorläufig dahingestellt bleiben. Nur soviel sei betont, dass jedenfalls die Folgen der Befruchtung auch auf den (secundären) Embryosackkern sich erstrecken. Derselbe steht in allen von mir untersuchten Fällen mit der Eizelle durch einen Plasmastrang in Verbindung, so dass also stoffliche Einwirkung von dieser, resp. dem Pollenschlauch aus stattfinden kann. Es theilt sich der Embryosackkern nach der Befruchtung und leitet damit die Endospermbildung ein, deren Schilderung ebensowenig als die der mit dem Embryosack weiter vor ch gehenden Veränderungen hierhergehört. Die Embryoentwicklung ist schon n Beginn unserer Darlegung geschildert worden, und der Kreis der hier in etracht gezogenen Gestaltungsverhältnisse damit geschlossen. Erwähnt sein mag ier nur noch die Thatsache des Zeugungsverlustes (der Apogamie) die in verchiedenen Verwandtschaftskreisen stattgefunden hat. Am Auffallendsten bei inigen Farnen (so *Pteris cretica, Aspidium filix mas var. cristatum* u. a.), für welche sie früher geschildert worden ist, und einigen Angiospermen. Bei *Funkia ovata*, *Nothoscordum fragrans*, *Citrus Aurantium*, *Mangifera indica* *Coelebogyne ilicifolia* geht wie Strasburger[1]) gefunden hat, der Embryo nicht aus der Eizelle hervor, sondern Zellen des Nucellus, welche (bei *Funkia)* den Scheitel des Embryosacks bedecken, wachsen zu Adventivembryonen aus, und zwar kommt, da eine grössere Anzahl von Nucellus-Zellen diese Aussprossung zeigen, Polyembryonie zu Stande. Die flüchtige Erwähnung dieser merkwürdigen Thatsache mag hier genügen: sie ist eines der auffallendsten Beispiele für die grosse, nicht in bestimmte Regeln fassbare Mannigfaltigkeit im Gestaltungsprocesse der Pflanzen, von der die obige Darstellung nur einen kleinen Bruchtheil schildert.

---

[1]) **Strasburger**, Ueber den Befruchtungsvorgang, S.-A. aus den Sitzber. der Niederrh. Ges. r Natur- und Heilk. 4. Dec. 1882. pag. 7.

---

[1]) Strasburger, Ueber Befruchtung und Zelltheilung, Jena 1878 und über Polyembryonie, Jen. Zeitsch. für Naturwiss. Bd. XII.

Berichtigungen.

pag. 110, Zeile 3 von unten »zu einem normalen Laubsprosse« statt »zu einer normalen Laubblattanlage«.

pag. 111 in der Figurenerklärung »Blatttheile« statt Blattstiele.

ibid. Zeile 2 von unten »nur« statt »mir«.

pag. 112, in Anmerkung 2 muss es heissen »wo es sich nur um ein nicht constant gewordenes Verhältniss handelt. Im folgenden Satz statt »*O. cinnamomea*« *O. regalis,* und statt »Blattformen« Blattfiedern. Am Eingang des § 2 fehlt das Citat »vergl. SACHS, Geschichte der Botanik pag. 166 ff.«

pag. 117, Zeile 26 von oben Staubblattanlage statt Laubblattanlage.

. pag. 171 Anmerkung 1 statt »même« zu lesen 1 mêm.

pag. 231 in der ersten Zeile der Anmerkung statt »sie« »die Stipulae«.

pag. 257 ist die Entwicklung der Ranken nicht klar genug bezeichnet. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, dass die Ranken von *Cobaea* dadurch entstehen, dass die obern Fiederblättchen sich verzweigen, während die untern einfach bleiben. Es geht dies aus den in der Fig. 126 dargestellten Entwicklungsstadien mit aller Deutlichkeit hervor. Im fertigen Zustand ist das Verhältniss kaum mehr erkennbar, da die Blattstiele des verzweigten Blattendtheiles sich sehr bedeutend strecken und zu den langen Rankenarmen werden, während die sehr klein bleibenden verkümmernden Blattspreiten sich umbiegen, und die Krallen darstellen, deren sich die *Cobaea*-R ken zum Erfassen einer Stütze b ienen. Es ist also *Cobaea* ein s schönes Beispiel für die d kte (ontogenetische) Umb lung eines Organes in ein a eres, eine Thatsache, welche d Ausgangspunkt der oben d gelegten Anschauung von der Metamorphose bildet. Es haben die Ranken nicht nur »den n phologischen Werth« von Blatttheilen, sie sind morphologisch thatsächlich während eines

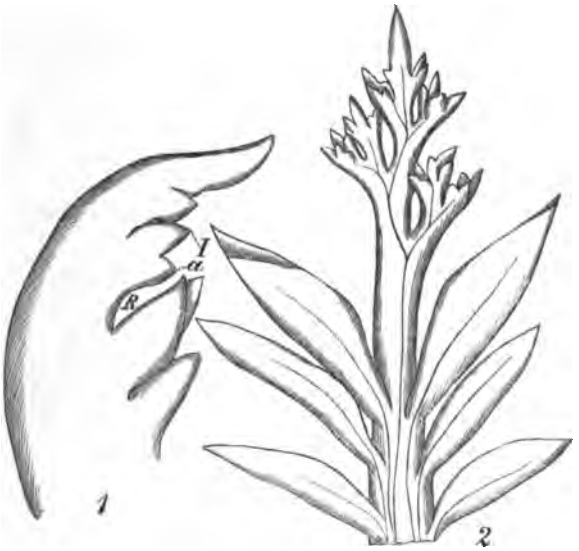


Fig. 126. (B. 447.)

Cobaea scandens, Entwicklung der Ranken, 1 junges, 2 älteres Stadium. Der über R gelegene Endtheil des jungen Blattes in 1 bildet sich zur Ranke um, deren erstes Fiederblättchen mit I bezeichnet ist.

jugendlichen Entwicklungsstadiums nichts anderes als Blattorgane. Dass metamorphe Blätter sich reicher verzweigen, als die gewöhnlichen Laubblattanlagen ist auch sonst nichts Seltenes, ich erinnere hier nur an die oben für *Botrychium* mitgetheilten Thatsachen, und Aehnliches findet sich auch bei andern Farnen.

pag. 348, Zeile 5 in § 2 »Fig. 86,5« vor »Fig. 84« zu stellen.

pag. 354, zweite Zeile von unten (in der Anmerkung) »dieser« statt unserer.

pag. 356, zweite Text-Zeile unter der Fig. fehlt nach »die Wurzeln« — dieser Pflanze.

pag. 364 in der Figurenerklärung ist das Wort »Ketten« zu streichen.

pag. 365, Zeile 3 von oben »dienen« statt »dient«, und Zeile 4 ibid. »gebildet werden« statt »gebildet wird«.

pag. 366, Zeile 9 von oben schwach statt »rasch« sich entwickeln.

Zu pag. 387, Anm. 1. Der Satz »Die Stellung auf der Fruchtblattunterseite ist der Natur der Sache nach ausgeschlossen« besitzt, obwohl er einer, wie es scheint, allgemein verbreiteten Annahme entspricht, keine allgemeine Giltigkeit. Eine solche Stellung findet sich nämlich in der That in Fruchtknoten, in welchen die Ränder von zwei oder mehr Fruchtblättern stark nach einwärts geschlagen, aber nur auf einer relativ kleinen Strecke verwachsen sind. So z. B. sehr deutlich bei *Erythraea*, deren Fruchtknoten bekanntlich aus zwei, relativ spät mit einander verwachsenden Fruchtblättern gebildet ist. Die eingeschlagenen Ränder derselben tragen, wie die (bei *Er. pulchella* verfolgte) Entwicklungsgeschichte zeigt, die Samenknospen auf der Fruchtblattunterseite und am Rande. Die flächenständigen Samenknospen entstehen im Allgemeinen zuerst. Analoge Fälle scheinen nicht selten zu sein, vergl. z. B. die Abbildungen bei Le Maout et Decaisne, traité général etc. von Fagraea, pag. 188, Streptocarpus, pag. 207 u. a. — Die starke Einkrümmung der Fruchtblattränder von *Erythraea* erfolgt erst im Verlauf der Entwicklung; anfangs berühren sich dieselben. — Es ist damit constatirt, dass auch bei den Angiospermensamenknospen so ziemlich alle denkbaren Stellungsverhältnisse vorkommen: Rand, Oberseite und Unterseite des Fruchtblatts, Stellungen, welche an dem Sporophyll von *Osmunda* mit einander vereinigt sich finden.

Es mögen hier auch noch einige sinnentstellende Druckfehler in der Abhandlung über Muscineen Bd. II. pag. 315 ff. berichtigt sein.

pag. 325, Zeile 6 von unten »umwindend« statt »vermeidend«.

pag. 325 in der Figurenerklärung ist das Wort »*Corda*« zu streichen.

pag. 332, Zeile 4 von oben »Seitenränder« statt »Seitenbänder«.

pag. 344, Zeile 21 von unten Wand statt Rand.

pag. 349, Anmerkung 2 Brutknospenbehälter statt Brutknospenblätter.

pag. 351, Zeile 6 oben »auch« zu streichen.

pag. 360, Zeile 9 von oben hat der Satz zu lauten: »Ist die Lichtintensität zu gering, so wachsen die Keimschläuche zu bedeutender Länge heran, und gehen dann zu Grunde«.

pag. 363, Zeile 12 von oben: »dreireihig« statt »einreihig«.

pag. 380, Zeile 7 von unten »endlich« zu streichen.

pag. 382, Zeile 7 von oben »*subulata*« statt »*rubulata*«.

pag. 396, Zeile 3 oberhalb des Abschnitts »die *Phascacee* Archidium« statt »die *Phascacee* (Archidium)«.

ENCYKLOPÆDIE

DER

NATURWISSENSCHAFTEN

HERAUSGEGEBEN
VON
PROF. DR. W. FÖRSTER, PROF. DR. A. KENNGOTT,
PROF. DR A. LADENBURG, DR. ANT. REICHENOW,
PROF. DR. SCHENK, GEH. SCHULRATH DR. SCHLÖMILCH,
PROF. DR. W. VALENTINER, PROF. DR. A. WINKELMANN,
PROF. DR. G. C. WITTSTEIN.

I. ABTHEILUNG.

I. THEIL:

HANDBUCH DER BOTANIK

HERAUSGEGEBEN
VON
PROFESSOR DR. A. SCHENK.

BRESLAU,
VERLAG VON EDUARD TREWENDT.
1887.

(2
Anal. p. 175

HANDBUCH
DER
BOTANIK

HERAUSGEGEBEN
VON
PROFESSOR DR. A. SCHENK.

UNTER MITWIRKUNG
VON
PROF. DR. DETMER ZU JENA, PROF. DR. DRUDE ZU DRESDEN,
PROF. DR. FALKENBERG ZU ROSTOCK, PROF. DR. A. B. FRANK ZU BERLIN,
PROF. DR. GOEBEL ZU MARBURG, PROF. DR. HABERLANDT ZU GRAZ,
DR. HERMANN MÜLLER (†), PROF. DR. E. PFITZER ZU HEIDELBERG,
PROF. DR. SADEBECK ZU HAMBURG, DR. A. ZIMMERMANN ZU LEIPZIG,
PROF. DR. W. ZOPF ZU HALLE.

MIT 126 HOLZSCHNITTEN.

DRITTER BAND
ZWEITE HÄLFTE.

BRESLAU,
VERLAG VON EDUARD TREWENDT.
1887.

Das Recht der Uebersetzung bleibt vorbehalten.

Inhaltsverzeichniss.

I. Die Pilzthiere oder Schleimpilze

von Dr. W. Zopf.

Seite

Einleitung. Verhältniss der Monadinen und Eumycetozoen zu einander. — Stellung der Gesammtgruppe der Mycetozoen im System der Organismen. — Allgemein-biologische Verhältnisse 1
Uebersicht der lebenden Substrate der Monadinen 4

Abschnitt I.

- I. Die vegetativen Zustände 7
  - 1. Das Schwärmerstadium 7
    - A. Structur 7
      - a) Plasma 7
      - b) Kern 8
      - c) Cilien 8
      - d) Vacuolen 9
    - B. Nahrungsaufnahme 10
    - C. Theilung 10
    - D. Verbreitung der Schwärmerbildung 12
  - 2. Das Amoebenstadium 13
    - A. Structur 13
      - a) Plasma 13
      - b) Kern 15
      - c) Vacuolen 16
      - d) Accessorische Inhaltsbestandtheile 17
    - B. Theilung 18
    - C. Nahrungsaufnahme 20
    - D. Bewegungsart 21
    - E. Verbreitung der Amoebenform 21
    - F. Verhältniss der Amoebenform zur Zoosporenform 21
    - G. Verbreitung der Amoebenform bei anderen Organismen 22
  - 3. Plasmodienstadium 22
    - 1. Das Pseudoplasmodium oder Aggregatplasmodium 23
    - 2. Das Fusionsplasmodium 25

Seite
A. Vorkommen . . . 25
B. Entstehungsmodus . . . 25
C. Structur . . . 28
  a) Wesentliche Theile . . . 28
  b) Accessorische Bestandtheile . . . 29
D. Form und Grösse . . . 30
E. Bewegungsfähigkeit . . . 30
F. Theilungsfähigkeit und Theilbarkeit . . . 31
G. Nahrungsaufnahme und Abscheidung . . . 31
H. Dauer des Zustandes . . . 31
I. Vorkommen von Plasmodien bei anderen Organismen . . . 32
II. Die fructificativen Zustände . . . 32
 I. Cystenbildung . . . 33
  A. Zoocysten . . . 33
   1. Zoosporen bildende Cysten . . . 34
    a) Structur . . . 34
    b) Gestalt, Grösse . . . 35
    c) Entleerungsmodus . . . 35
   2. Amoeben bildende Zoocysten . . . 36
    a) Gestalt . . . 36
    b) Grösse . . . 36
    c) Bau . . . 36
    d) Entleerungsmodus . . . 38
  B. Sporocysten . . . 39
   1. Bau der Sporocysten im Allgemeinen . . . 39
    A. Die Hülle . . . 39
    B. Stiel, Columella, Hypothallus . . . 41
    C. Capillitium . . . 43
     1. Die Stereonemata der Stereonemeen . . . 43
     2. Die Stereonemata der Peritrichineen . . . 46
     3. Die Coleonemata . . . 48
    D. Sporen . . . 51
     1. Gestalt, Grösse, Zahl, Bau . . . 51
     2. Keimung . . . 54
 II. Das Plasmodiocarp . . . 57
 III. Der Fruchtkörper . . . 58
 IV. Entwicklungsweise der Sporenfrucht . . . 61
  A. Entwicklung der einfachen Sporocyste . . . 61
  B. Entwicklung der Aethalien . . . 64
  C. Fructification in nackten Fortpflanzungszellen . . . 66
  D. Fructification in Conidien . . . 69

Abschnitt II. Physiologie.

I. Bestandtheile des Mycetozoenkörpers . . . 70
II. Verhalten gegen physikalische Agentien . . . 77
 1. Verhalten gegen Temperaturen . . . 77
 2. Verhalten gegen Electricität . . . 79
 3. Verhalten zum Licht . . . 80
 4. Verhalten zur Schwerkraft . . . 82
 5. Verhalten gegen den richtenden Einfluss des Wassers . . . 82
 6. Verhalten gegen Vertheilung der Feuchtigkeit im Substrat . . . 82
 7. Verhalten gegen andere mechanische Einwirkungen . . . 83
 8. Trophotropismus . . . 83

Seite
III. Verhalten gegen chemische Agentien 84
  1. Verhalten gegen Gase 84
    A. Verhalten gegen Sauerstoff 84
    B. Verhalten gegen Kohlensäure 87
    C. Verhalten gegen andere Gase 87
IV. Wirkungen der Mycetozoen auf das Substrat 88
V. Hemmungsbildungen 89
  1. Microcysten 90
  2. Macrocysten 92
  3. Sclerotien 92
VI. Physiologische Bedeutung der Capillitien 93

Abschnitt III. Systematik 95

Erste Abtheilung. Die Monadinen.

I. Monadineae azoosporeae 99
  Familie 1. Vampyrellaceae 99
    Genus 1. Vampyrellidium Zopf 99
    Genus 2. Spirophora 101
    Genus 3. Haplococcus Zopf 102
    Genus 4. Vampyrella 103
    Genus 5. Leptophrys Hertw. und Lesser 109
  Familie 2. Bursullineen 111
    Genus 1. Bursulla Sorok. 111
  Familie 3. Monocystaceae 112
    Genus 1. Myxastrum Haeck. 113
    Genus 2. Enteromyxa Cienk. 113
II. Monadineae zoosporeae 115
  Familie 1. Pseudosporeen 115
    Gattung 1. Colpodella Cienk. 115
    Gattung 2. Pseudospora Cienk. 117
    Gattung 3. Protomonas Cienk. 120
    Gattung 4. Diplophysalis Zopf 124
  Famile 2. Gymnococcaceen 126
    Gattung 1. Gymnococcus Zopf 126
    Gattung 2. Aphelidium Zopf 127
    Gattung 3. Pseudosporidium Zopf 128
    Gattung 4. Protomyxa Haeck. 128
  Familie 3. Plasmodiphoreen 129
    Gattung 1. Plasmodiophora Wor. 129
    Gattung 2. Tetramyxa Göbel 131

Zweite Abtheilung. Eumycetozoen.

Gruppe I. Sorophoreen 131
  A. Guttulineen 132
    Gattung 1. Copromyxa Zopf 132
    Gattung 2. Guttulina Cienk. 133
  B. Dictyosteliaceen Rostaf. 134
    Gattung 1. Dictyostelium Bref. 134
    Gattung 2. Acrasis van Tiegh. 135
    Gattung 3. Polysphondylium Bref. 136
Gruppe II. Endosporeen 137
  Ordnung 1. Peritrichieen 137

Seite
Familie 1. Clathroptychiaceen 137
Gattung 1. Clathroptychium Rostaf. 137
Gattung 2. Enteridium Ehrenb. 137
Familie 2. Cribrariaceen 139
Gattung 1. Dictydium Schrader 140
Gattung 2. Cribraria Pers. 141

Ordnung 2. Endotricheen 143
Unterordnung 1. Stereonemeen 143
I. Calcariaceen 143
Familie 1. Physareen 144
Gattung 1. Physarum Pers. 144
Gattung 2. Craterium Trentepohl 144
Gattung 3. Badhamia Berkeley 146
Gattung 4. Leocarpus Link. 148
Gattung 5. Tilmadoche Fritz 148
Gattung 6. Fuligo Hall. 149
Gattung 7. Aethaliopsis Zopf 149
Familie 2. Didymiaceen 150
Gattung 1. Didymium 150
Gattung 2. Lepidoderma de Bary 152
Familie 3. Spumariaceen 153
Gattung 1. Spumaria Pers. 153
Gattung 2. Diachea Fries 153

II. Amaurochaetaceen 154
Familie 1. Stemoniteen 154
Gattung 1. Stemonitis Gleditsch 154
Gattung 2. Comatricha Preuss 155
Gattung 3. Lamproderma Rostaf. 156
Familie 2. Enerthenemeen Rostaf. 157
Gattung 1. Enerthenema Bowm. 157
Familie 3. Reticulariaceen 158
Gattung 1. Amaurochaete Rostaf. 158
Gattung 2. Reticularia Bull. 159

Unterordnung 2. Coelonemeen 159
Familie 1. Trichiaceen 159
Gattung 1. Hemiarcyria Rostaf. 160
Gattung 2. Trichia Hall. 161
Familie 2. Arcyriaceen Rostaf. 162
Gattung 1. Arcyria Hill. 163
Gattung 2. Cornuvia 165
Gattung 3. Lycogala 166
Famile 3. Perichaenaceen 169
Gattung 1. Perichaena Fries 170
Gattung 2. Lachnobolus Fries 170
Familie 4. Liceaceen 171
Gattung 1. Licea Schrader 171
Gattung 2. Tubulina Pers. 172
Gattung 3. Lindbladia Fries 172
Gattung 4. Tubulifera Zopf 173

Gruppe III. Exosporeen Rostaf. 173
Ceratium Famintzin und Woronin 173

II. Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen

von Prof. Dr. Oscar Drude.

Seite
Einleitung 175

Allgemeiner Theil.

Erster Abschnitt.

Ununterbrochene Fortdauer der Entwicklung 177
Stufenfolge der höheren Pflanzengruppen und ihre gemeinsame Ausbreitung 179
Beziehungen zwischen Alter, Organisationshöhe und Ausbreitungsfähigkeit 182
Die Umänderungsbedingungen für Organisation und Wohnort 184
Herausbildung der Florenreiche durch Klimawechsel und geologische Trennungen . . . 187
Feststellung des geologischen und geographischen Beginns in der Specialisirung der Florenreihe 189
Ableitung einer bestimmten Gesetzmässigkeit für die Umbildung der Floren 192
Entstehung von Lücken im System und Areal 203

Zweiter Abschnitt.

Der Ursprung und die Veränderung der Arten und höheren Systemgruppen unter geographischen Bedingungen 206
Ungleiches Alter der Arten 209
Mono- oder polyphyletische Entwicklung einer Pflanzensippe 210
Die Arten und Unterarten entwickeln sich in continuirlichem Areal 212
Die Ordnungen sind mono- und polyphyletisch 215
Betrachtung einzelner discontinuirlicher Sippen-Areale 220
Wechselbeziehungen zwischen Standorten und neuen Sippen 224
  a) Umformungen der Sippen 224
    1. Umformung durch dauernde Veränderung der äusseren Verhältnisse . . 225
    2. Umformung bei periodischen Schwankungen der äusseren Verhältnisse . 226
  b) Spaltung und polymorphe Vermehrung der Sippen 226
    3. Wirkung der Asyngamie 227
    4. Wirkung der Artbildung auf coenobitischem Wege 227
    5. Die Spaltung in geographisch getrennte Repräsentationssippen 229

Systematischer Theil.

Erster Abschnitt. Die Principien der natürlichen Systematik.

§ 1. Begriff des natürlichen Systems 233
  Bedeutung der ontogenetischen Periode für das System 235
  Phylogenetische Anordnung der Merkmale für die Eintheilung d. Phanerogamen 240
§ 2. Der Werth der Sippenbegriffe subordinirten Ranges 255
  Der Artbegriff 258
  Der Gattungsbegriff 264

Zweiter Abschnitt. Hülfsmittel und Methoden der Phytographie.

Verhältniss der Phytographie zur natürlichen Systematik 275
Zur Geschichte der Phytographie und Systemdarstellung 275
Die heutige Fortentwicklung 284
Die für die Nomenclatur festgesetzten Regeln 288

III. Abschnitt. Das Ordnungssystem der Phanerogamen.

§ 1. Die Entwicklungsreiche 296
  Die Charaktere der Angio- und Gymnospermen 299
  Die Charaktere der Mono- und Dicotylen 304

Seite
Nervation der Blätter 308
Inflorescenz 311
Blüthen 311
§ 2. Die Klassen und Ordnungen der Monokotylen 320
1. Uebersicht der Eintheilung 320
2. Erklärung der Anordnung 321
3. Die hauptsächlichsten Blüthen- und Fruchtcharaktere der Klassen und Ordnungen der Monokotyledonen 327
Erste Reihe: Microblastae 327
Divisio A. Petalanthae 328
Subdivisio: Petalanthae epigynae zygomorphae 329
Klasse I: Gynandrae 330
1. Orchidineae 330
2. Apostasiaceae 331
Klasse II: Scitamineae 331
3. Zingiberaceae 331
4. Musaceae 331
Subdivisio: Petalanthae isochlamydeae homotropae 329
Klasse III: Bromelioideae 331
5. Bromeliaceae 332
6. Rapateaceae 332
Klasse IV: Coronarieae 332
7. Haemodoraceae 333
8. Velloziaceae 333
9. Amaryllidineae 333
10. Hypoxidineae 333
11. Iridineae 333
12. Taccaceae 334
13. Burmanniaceae 334
14. Pontederiaceae 334
15. Gilliesiaceae 334
16. Philydraceae 334
17. Liliaceae 335
Klasse V: Dictyoneurae 335
18. Smilacineae 335
19. Roxburghiaceae 335
20. Dioscoreaceae 335
Subdivisio: Petalanthae dichlamydeae antitropae 329
Klasse VI: Enantioblastae 336
21. Commelinaceae 336
22. Xyrideae 336
23. Mayacaceae 336
Divisio B. Glumiflorae 336
Klasse VII: Cyperoideae 337
24. Eriocaulaceae 337
25. Restiaceae 337
26. Centrolepidineae 337
27. Cyperaceae 337
Klasse VIII: Gramina 338
28. Agrostidineae 338
Klasse IX: Juncoideae 338
29. Juncaceae 338
30. Flagellariaceae 338

Seite
Divisio C. Dictines 338
Klasse X: Palmae 339
31. Phoenicinae 340
Klasse XI: Spadiciflorae 340
32. Cyclanthaceae 340
33. Pandanaceae 340
34. Typhaceae 340
35. Araceae 341
36. Lemnaceae 341
Zweite Reihe: Macroblastae 341
Divisio D. Macroblastae 342
Klasse XII: Helobiae 342
37. Najadinae 342
38. Alismaceae 343
39. Triuridineae 343
40. Hydrocharidineae 343
§ 3. Die Klassen und Ordnungen der Dikotylen 343
1. Uebersicht der Eintheilung 343
2. Erklärung der Anordnung nach Verwandtschaftsreihen 346
Die Hauptabtheilungen 346
Die Tricocceae 352
Die Caryophyllinae 354
Beziehungen zwischen Chori- und Gamopetalen 359
Begründung der 12 Divisionen 362
3. Die hauptsächlichsten Blüthen- und Frucht-Charaktere der Klassen und Ordnungen der Dikotylen 368
Erste Reihe: Dichlamydeae gamopetalae et choripetalae 369
Divisio A. Gamopetalae epigynae 369
Klasse I. Compositae 369
1. Lactucaceae 369
2. Asteraceae 369
3. Ambrosiaceae 369
4. Calyceraceae 369
Klasse II: Aggregatae 370
5. Dipsaceae 370
6. Valerianaceae 370
Klasse III. Caprifolia 370
7. Lonicereae 370
8. Rubiaceae 370
Klasse IV: Lobelioideae 370
9. Campanulaceae 370
10. Lobeliaceae 371
11. Stylidaceae 371
12. Goodeniaceae 371
13. Brunoniaceae 371
Divisio B. Gamopetalae corolliferae 372
Klasse V: Personatae 372
14. Columelliaceae 372
15. Gesneraceae 372
16. Bignoniaceae 372
17. Utriculariaceae 372
18. Orobanchaceae 372
19. Scrophulariaceae 372

Seite
20. Sesamaceae 373
21. Acanthaceae 373
Klasse VI: Labiatae 373
22. Selaginaceae 373
23. Myoporaceae 373
24. Verbenaceae 373
25. Salviaceae 374
Klasse VII: Rotatae 374
26. Boragineae 374
27. Hydrophyllaceae 374
28. Polemoniaceae 374
29. Convolvulaceae 375
30. Nolanaceae 375
31. Solanaceae 375
Klasse VIII: Contortae 375
32. Gentianaceae 375
33. Asclepiadineae 375
34. Apocynaceae 375
35. Loganiaceae 375
Klasse IX: Diandrae 376
36. Jasminiaceae 376
37. Oleaceae 376
(?) 38. Plantaginaceae 376
Divisio C. Gamopetalae antistemonae 376
Klasse X: Primuloideae 377
39. Plumbaginaceae 377
40. Primulaceae 377
41. Myrsinaceae 377
Klasse XI: Styracoideae 377
42. Sapotaceae 377
43. Diospyraceae 377
44. Styracineae 378
Klasse XII: Bicornes 378
45. Epacridineae 378
46. Diapensiaceae 378
47. Ericaceae 378
48. Pyrolaceae 379
49. Lenoaceae 379
Divisio D. Calyciflorae choripetalae 379
Klasse XIII: Umbellatae 380
50. Cornaceae 380
51. Araliaceae 380
52. Apiaceae 380
Klasse IV: Corniculatae 380
53. Hamamelideae 380
54. Bruniaceae 381
55. Ribesiaceae 381
56. Saxifragaceae 381
57. Brexiaceae 381
58. Cephalotaceae 381
59. Crassulaceae 382
60. Platanaceae 382

Seite
Klasse XV: Senticosae 382
61. Rosaceae 382
62. Amygdalaceae 383
63. Chrysobalanaceae 383
Klasse XVI: Leguminosae 383
64. Mimosaceae 383
65. Caesalpiniaceae 383
66. Phaseolaceae 384
Klasse XVII: Onagrariae 384
67. Lythraceae 384
68. Oliniaceae 384
69. Myrtaceae 384
70. Melastomaceae 384
71. Jussieuaceae 385
72. Trapaceae 385
73. Rhizophoraceae 383
74. Combretaceae 385
Klasse XVIII: Opuntiae 385
75. Mesembryaceae 385
76. Cactaceae 385
Klasse XIX: Peponiferae 386
77. Passifloraceae 386
78. Papayaceae 386
79. Turneraceae 386
80. Loasaceae 386
81. Cucurbitaceae 386
82. Samydaceae 386
Divisio E. Calyciflorae apetalae 387
Klasse XX. Hygrobiae 387
83. Haloragidineae 387
84. Datiscaceae 387
85. Begoniaceae 387
Klasse XXI: Daphnoideae 387
86. Thymelaeaceae 388
87. Elaeagnaceae 388
88. Penaeaceae 388
89. Proteaceae 388
Divisio F. Disciflorae choripetalae 388
Klasse XXII: Frangulae 389
90. Olacineae 389
91. Ilicineae 389
92. Chailletiaceae 289
93. Salvadoraceae 389
94. Celastraceae 389
95. Rhamnaceae 390
96. Vitideae 390
Klasse XXIII: Aesculi 390
97. Sapindaceae 390
98. Malpighiaceae 390
99. Erythroxylaceae 390
Klasse XXIV: Terebinthinae 391
100. Meliaceae 391
101. Citraceae 391

Seite
102. Zygophyllaceae . . . 391
103. Rutaceae . . . 391
104. Connaraceae . . . 392
105. Burseraceae . . . 392
106. Simarubaceae . . . 392
107. Anacardiaceae . . . 392
108. Zanthoxylaceae . . . 392
Divisio G. Disciflorae diclini-apetalae . . . 392
Klasse XXV: Tricocceae . . . 393
109. Stackhousiaceae . . . 393
110. Euphorbiaceae . . . 393
111. Empetraceae . . . 393
112. Callitrichaceae . . . 393
Divisio H. Cyclospermae . . . 393
Klasse XXVI: Caryophylli . . . 394
113. Aizoaceae . . . 394
114. ? Nyctagineae . . . 395
115. Phytolaccaceae . . . 395
116. Thelygonaceae . . . 395
117. Dianthaceae . . . 395
118. Paronychiaceae . . . 395
119. Salsolaceae . . . 395
120. Amarantaceae . . . 395
Divisio I. Chlamydoblastae . . . 396
Klasse XXVII: Hydropeltideae . . . 396
121. Nymphaeaceae . . . 396
122. Cabombaceae . . . 396
123. Nelumbiaceae . . . 396

Anhang.

Klasse XVIII: Hysterophytae . . . 396
124. Aristolochiaceae . . . 397
125. Rafflesiaceae . . . 396
126. Loranthaceae . . . 397
127. Santalaceae . . . 397
128. Balanophoraceae . . . 397
Divisio K. Thalamiflorae choripetalae . . . 397
Klasse XXIX: Polygaloideae . . . 398
129. Polygalaceae . . . 399
130. Vochysiaceae . . . 399
131. Trigoniaceae . . . 399
132. Tremandraceae . . . 399
133. Pittosporaceae . . . 399
Klasse XXX: Gruinales . . . 399
134. Linaceae . . . 390
135. Oxalidineae . . . 399
136. Geraniaceae . . . 399
137. Tropaeolaceae . . . 399
138. Balsaminaceae . . . 400
139. Limnanthaceae . . . 400
Klasse XXXI: Columniferae . . . 400
140. Tiliaceae . . . 400
141. Sterculiaceae . . . 400
142. Malvaceae . . . 400

Seite
Klasse XXXII: Guttiferae 400
143. Camelliaceae 401
144. Marcgraviaceae 401
145. Dilleniaceae 401
146. Clusiaceae 401
147. Hypericaceae 401
148. Elatinaceae 401
149. Dipterocarpaceae 401
150. Chlaenaceae 401
Klasse XXXIII: Cistoideae 401
152. Ochnaceae 402
152. Bixaceae 402
153. Resedaceae 402
154. Violaceae 402
155. Cistaceae 402
156. Tamariscineae 402

Anhang.

157. Droseraceae 402
158. Sarraceniaceae 402
159. Nepenthaceae 402
Klasse XXXIV: Cruciferae 402
160. Brassicaceae 403
161. Capparidineae 403
162. Fumariaceae 403
163. Papaveraceae 403
Klasse XXXV: Polycarpicae 403
164. Berberidineae 403
165. Lardizabalaceae 404
166. Menispermaceae 404
167. Ranunculaceae 404
168. Magnoliaceae 404
169. Anonaceae 404
170. Schizandraceae 404
Zweite Reihe: Monochlamydeae typicae 404
Divisio I. Apetalae isomerae 404
Klasse XXXVI: Trisepalae 405
171. Myristicaceae 405
172. Lauraceae 405
173. Monimiaceae 405
175. Calycanthaceae 405
Klasse XXXVII: Ochreatae 406
175. Polygonaceae 406
Klasse XXXVIII: Urticoideae 406
176. Urticaceae 406
177. Cannabineae 406
178. Ulmaceae 406
179. Moraceae 406
Klasse XXXIX: Piperoideae 407
180. Saururaceae 407
181. Piperaceae 407
182. Chloranthaceae 407

Anhang.

Seite
183. Ceratophyllaceae 407
184. Podostemaceae 407
185. Batidineae 407
186. Leitneriaceae 407
187. Lacistemaceae 407
Divisio M. Dimorphanthae diclines 408
Klasse XL: Juliflorae 408
188. Salicineae 408
189. Juglandineae 408
190. Myricaceae 408
191. Casuarinaceae 408
Klasse XLI: Cupuliferae 409
192. Betulaceae 409
193. Corylaceae 409
194. Fagaceae 409
195. Balanopideae 409
§ 4. Die Klassen und Ordnungen der Gymnospermen 409
I. Gymnospermae Coniferae 409
Divisio A. Gnetaceae 411
Divisio B. Coniferae 411
2. Taxaceae 411
3. Cupressaceae 411
4. Araucariaceae 411
II. Gymnospermae cycadineae 411
5. Cycadineae 411

Geographischer Theil.

Abschnitt I.

Ueberblick über die Entwicklung der Florenreiche in den jüngeren Erdperioden . . . 412
§ 1. Wanderungsfähigkeit, gegenwärtige Areale, Ursprungsgebiete der Sippen . . 413
§ 2. Die gegenwärtigen Florenreiche und Florengebiete 428
a) Die tropischen Florenreiche 432
1. Tropisches Afrika 437
2. Ostafrikanische Inseln 439
3. Indisches Florenreich 439
4. Tropisches Amerika 441
b) Die australen Florenreiche 442
5. Südafrikanisches Florenreich 445
6. Australasisches Florenreich 446
7. Andines Florenreich 447
8. Neuseeland 448
9. Antarktisches Florenreich 449
c) Die borealen Florenreiche 449
10. Mediterran-orientalisches Florenreich 452
11. Innerasiatisches Florenreich 454
12. Ostasiatisches Florenreich 455
13. Florenreich des mittleren Nord-Amerika 456
14. Nordisches Florenreich 457

Abschnitt II.

Die gegenwärtige Vertheilung der Ordnungen des Systems in den Florenreichen . . . 459
§ 1. Die allgemein in der tropischen, australen und borealen Florenreichsgruppe aller Continentalmassen verbreiteten Ordnungen 461

Seite
§ 2. Die in einzelnen Theilen von zwei Florenreichsgruppen, sowie die auf Amerika oder auf die alte Welt beschränkten tropisch-austral-boreal verbreiteten Ordnungen 466
§ 3. Die vorwiegend oder ausschliesslich auf eine einzelne Florengruppe oder auf ein einzelnes Florenreich beschränkten Ordnungen 468
a) Die vorwiegend oder ausschliesslich tropischen Charakterordnungen . 469
b) Die vorwiegend oder ausschliesslich australen Charakterordnungen . . 472
c) Die vorwiegend oder ausschliesslich borealen Charakterordnungen . . 475
Entwurf einer biologischen Eintheilung der Gewächse 487

III. Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle

von Dr. A. ZIMMERMANN 497
Einleitung 498

I. Abschnitt.

Morphologie der Zelle 501
Kapitel I. Gestalt des Plasmakörpers 501
Kapitel II. Feinere Structur des Cytoplasmas 504
Kapitel III. Chemische Zusammensetzung des Cytoplasmas 507
Kapitel IV. Nachweisung, Verbreitung, Gestalt und Funktion des Zellkernes . . 511
1. Nachweisung des Zellkernes 511
2. Verbreitung der Zellkerne bei den Cormophyten 514
3. Verbreitung der Kerne bei den Thallophyten 516
4. Gestalt und Grösse des Zellkernes 520
Kapitel V. Feinere Structur und chemische Beschaffenheit des ruhenden Zellkernes 522
1. Kerngerüst 522
2. Die Kernkörperchen 523
3. Der Kernsaft 524
4. Die Kernmembran 525
5. Proteinkrystalloide als Einschlüsse des Zellkernes 525
Kapitel VI. Kerntheilung und Kernverschmelzung 527
1. Direkte Kerntheilung 528
2. Indirekte Kerntheilung 530
Kapitel VII. Die Chromatophoren. Allgemeines 540
1. Chloroplasten 540
2. Leukoplasten 546
3. Chromoplasten 548
Kapitel VIII. Feinere Structur, chemische Beschaffenheit und Einschlüsse d. Chromatophoren 550
1. Die feinere Struktur der Chromoplasten 551
2. Die feinere Struktur der Chloroplasten 553
3. Die chemische Zusammensetzung der Chromatophoren . . . 554
4. Die Einschlüsse der Chromatophoren 556
1. Die Stärkekörner 555
2. Proteïnkrystalloide 557
3. Oeltropfen 558
Kapitel IX. Vermehrung und Metamorphosen der Chromatophoren 559
Kapitel X. Einige weitere Organe des Plasmakörpers 564
1. Die Cilien 564
2. Der Augenfleck 565
3. Die irisirenden Plasmaplatten verschiedener Meeresalgen . . . 566
4. Die Bacteroiden der Leguminosenknöllchen 567
5. Die Wimperkörper der Characeen 567

Seite
Kapitel XI. Die Proteïnkörner und Proteïnkrystalloide 567
1. Die Proteïnkörner 568
2. Die Krystalloide 570
3. Die Globoide 571
4. Die Krystalle 572
Entstehung und Auflösung der Proteïnkörner 573
2. Die Proteïnkrystalloide 573
Physikalische Eigenschaften der Proteïnkrystalloide 575
Kapitel XII. Die Stärkekörner und verwandte Körper 577
1. Die Stärkekörner 577
1. Verbreitung 577
2. Gestalt 578
3. Schichtung 580
4. Optisches Verhalten 583
5. Nachweis und chemische Zusammensetzung 584
6. Entstehung und Wachsthum 586
7. Auflösung 589
2. Rhodophyceen- und Phaeophyceenstärke 590
3. Paramylon 590
4. Cellulinkörner 591
Kapitel XIII. Die übrigen festen Einschlüsse der Zelle 592
1. Fettkrystalle 592
2. Feste Farbstoffausscheidungen 592
3. Schwefel 598
4. Calciumoxalatkrystalle 598
5. Calciumcarbonat 598
6. Calciumsulfat 602
7. Calciumphosphat 602
8. Kieselkörper 603
9. Eisen 605
10. Aschenskelette 605
Kapitel XIV. Der Zellsaft und die übrigen flüssigen Einschlüsse der Zelle . . . 606
Oeltropfen 608
Gerbstoffkugeln 608
Kapitel XV. Die chemische Beschaffenheit der Zellmembran 609
1. Die Cellulosemembran 610
2. Verkorkung der Membran 611
3. Die Einlagerung und Auflagerung wachsartiger Substanzen . . 613
4. Verholzung der Membran 617
5. Die Verschleimung der Membran und die übrigen Schleimbildungen der Pflanzenzelle 620
6. Die Pilzcellulose 625
7. Die Mittellamelle und die Innenhaut 626
8. Die Auskleidungen der Intercellularen 628
Kapitel XVI. Die Gestalt der Zellmembran 629
1. Die centrifugalen Wandverdickungen 629
2. Die centripetalen Wandverdickungen 631
3. Die Membrantüpfel 635
4. Die Membranenporen 639
Kapitel XVII. Die feinere Structur der Zellmembran 642
Kapitel XVIII. Entstehung und Wachsthum der Zellmembran 645
1. Membranbildung 645
2. Zellwachsthum 658

II. Abschnitt.

Seite
Physiologie der Zelle 660
Kapitel I. Theorie der Quellung und Osmose 661
1. Wesen der Quellung 661
2. Micellartheorie 663
3. Kraftentwicklung bei der Quellung 664
4. Filtration durch quellungsfähige Körper 665
5. Aufnahme von Lösungen 666
6. Theorie der osmotischen Erscheinungen 667
7. Osmose unter Druck 669
8. Experimentelles über Osmose 670
Kapitel II. Die physikalischen Eigenschaften der Zellmembran 672
1. Specifisches Gewicht 672
2. Die mechanischen Eigenschaften der Zellmembran 673
3. Optisches Verhalten der Zellmembran 675
4. Quellungserscheinungen u. osmotisches Verhalten d. Zellmembran 679
Kapitel III. Die hygroskopischen Pflanzentheile 680
Kapitel IV. Physikalische Eigenschaften der Plasmakörper 680
Kapitel V. Die Aggregation 690
Kapitel VI. Die Mechanik der Zelle 692
1. Analyse der Turgorkraft 592
2. Die absolute Grösse der Turgorkraft 696
3. Turgor und Wachsthum 697
4. Die Orientirung der Membranen in den Zellgeweben 699
Register der Holzschnitte 701
Namen- und Sach-Register 703

Die Pilzthiere oder Schleimpilze.

Mycetozoa (de Bary). — *Myxomycetes* Auct.

Von

Dr. W. Zopf,

Privatdocenten der Botanik an der Universität zu Halle.

Einleitung.

Verhältniss der Monadinen und Eumycetozoen zu einander. — Stellung der Gesammtgruppe der Mycetozoen im System der Organismen. — Allgemein-biologische Verhältnisse.

Die hier in morphologischer, physiologischer und systematischer Richtung durchgeführte Idee einer engeren Verwandtschaft von »Monadinen« und »Mycetozoen« fusst einerseits auf den grundlegenden Arbeiten de Bary's[1]) und Cienkowski's[2]) über die Organisation der Mycetozoen i. e. S., denen sich wichtige Untersuchungen Brefeld's[3]), Famintzin's und Woronin's[4]) anschliessen, andererseits auf der ebenfalls grundlegenden Arbeit Cienkowski's[5]) über die Monadinen, welche unter Anderem durch wichtige Beobachtungen Häckel's[6]) und die nicht minder wichtige Monographie Klein's[7]) über die Gattung *Vampyrella* ergänzt wurde. Vom Verfasser selbst erscheint in nächster Zeit eine Arbeit, welche eine grössere Reihe weiterer Ergänzungen unserer Monadinenkenntniss bieten dürfte.[8])

Eine Vergleichung der Morphologie der Monadinen mit der Morphologie der Mycetozoen führt zu dem Ergebniss, dass die Repräsentanten beider Gruppen im Wesentlichen gleichen Entwicklungsgang aufweisen und zwischen beiden Gruppen Uebergänge existiren. (Ein Verhältniss, das im morphologischen Theile noch näher ausgeführt werden wird.)

Es dürfte hiernach gerechtfertigt sein, die Monadinen und die Mycetozoen s. str. (Eumycetozoen) zu einer einzigen grossen Gruppe, der Gruppe der Mycetozoen im weiteren Sinne zu vereinigen.

Was nun den Platz dieser Gruppe im System der übrigen Organismen an-

---

[1]) Die Mycetozoen. 1864.

[2]) Das Plasmodium (Pringsh. Jahrb. III).

[3]) *Dictyostelium mucoroïdes* (Senkenberg. Ges. Bd. VII) und Schimmelpilze. Heft 6.

[4]) Ueber zwei neue Formen von Schleimpilzen.

[5]) Beiträge zur Kenntniss der Monaden (Max Schultze's Archiv I).

[6]) Studien über Moneren.

[7]) *Vampyrella*, ihre Entwicklung und systemat. Stellung. (Bot. Centralbl. Bd. XI. 1882.)

[8]) Zur Kenntniss der niederen Pilzthiere.

[illegible] ine Sonderstellung ein: eine Grenzstellung [illegible] reich.

[illegible] zoen (Eumycetozoen) ist in den vegetativen [illegible] eine so unverkennbare Analogie mit den [illegible] zoen aufgeprägt, dass bereits ihr erster gründ- [illegible] nicht umhin konnte, sie den Thieren verwandt- [illegible] zu betrachten als den Pflanzen und in Con- [illegible] als Mycetozoen (Pilzthiere) zu bezeichnen.

[illegible] terem Grade tritt die Thierähnlichkeit hervor, wenn [illegible] zoen, die Cienkowski unter dem Namen der Mona- [illegible] einführte, mit den Rhizopoden in Parallele stellen. [illegible] nisse, auf die ich im Laufe der Darstellung nicht ver- [illegible] weisen, sind so auffälliger Natur, dass man bis in die [illegible] n zoologischer wie von botanischer Seite, die Mona- [illegible] den zuertheilte.[1]

[illegible] nicht übersehen werden, dass sich bei den niederen Myce- [illegible] bei den höheren gewisse Anklänge an Organismen [illegible] Natur, und zwar besonders an die Pilze finden.

[illegible] jetzt nämlich einige niedere Pilze aus der Gruppe der Phy- [illegible] speciell der Chytridiaceen, welche ähnliche vegetative [illegible] gsstadien (Schwärmer, Amoebe, Plasmodium) und eine ähnliche [illegible] aufzuweisen haben, wie die Monadinen;[2] und andererseits [illegible] eren Mycetozoen, wenigstens in ihren grossen Sporenbehältern [illegible] Anklang an die Sporenpflanzen (für die die Spore ein [illegible] risticum bildet) und zwar wiederum an die Pilze.

[illegible] nicht zu verkennen, dass eine gewisse äussere Aehnlichkeit be- [illegible] en einer *Dictyostelium*-Frucht und einer *Mucor*-Frucht, zwischen [illegible] und einem *Bovist*, zwischen *Ceratium porioïdes* und einem *Polyporus* etc.; [illegible] man vor etwa einem Jahrzehnt allen Ernstes den Vorschlag machte, [illegible] *mucoroïdes* den Mucorineen, *Lycogala epidendrum* den Bauch- [illegible] (Gastromyceten), *Ceratium hydnoïdes* und *porioïdes* den Hymenomy- [illegible] einzuverleiben,[3] so betonte man doch in gar zu übertriebener Weise die [illegible] Gestaltähnlichkeit und liess die Entwicklungsgeschichte der [illegible] körper, wie sie durch de Bary's, Brefeld's, Famintzin's und Woronin's [illegible] Untersuchungen für *Stemonitis, Dictyostelium, Ceratium* etc. in durchaus befriedigender Weise eruirt war, gar zu sehr bei Seite.

Wie unhaltbar eine solche Auffassung ist, ergiebt sich z. B. zur Evidenz aus den neuerlichen Untersuchungen Brefeld's an *Polysphondylium violaceum,* welche zeigen, wie weit verschieden doch die Entwicklung eines *Mucor*-ähnlichen Mycetozoums und eines wirklichen *Mucor* erscheint. Nicht minder gross sind die Unterschiede zwischen höheren Mycetozoen und höheren Pilzen bezüglich des vegetativen Entwicklungskreises.

---

[1] Vergl. auch Cienkowski, Beiträge zur Kenntniss der Monaden (Max Schultze's Archiv I, pag. 212).

[2] Siehe auch Fischer, Ueber die Parasiten der Saprolegnieen. — Klein, *Vampyrella*, pag. 24 und Fisch's Beobachtungen an *Reesia amoeboïdes* (Zur Kenntniss der Chytridiace [illegible] Erlangen 1884).

[3] Vergl. Famintzin und Woronin: Ueber zwei neue Arten von Schleimpilzen, pag. [illegible] »Es giebt 4 verschiedene Typen der Schleimpilze: a) der Gastromyceten-Typus; dahin [illegible] hören die Myxomyceten, b) der Mucorinen-Typus, wohin *Dictyostelium mucoroïdes* zu rechn [illegible] ist, c) der *Hydnum*-Typus, zu dem *Ceratium hydnoïdes* und d) der *Polyporus*-Typus, zu de [illegible] *porioïdes* gehört. Es erscheint naturgemässer, einen jeden der 4 Typen der Schleir [illegible] pilze dem ihm [illegible] den Typus der Hyphenpilze anzureihen, als aus den Schleimpil [illegible] eine besond [illegible] en.«

Wir müssen also sagen, dass die Mycetozoen mit den echten Pilzen nur in so weit verwandt sind, als die niederen Formen der ersteren mit gewissen niederen Formen der letzteren in näheren morphologischen Beziehungen zu stehen scheinen.

Aus dieser kurzen Betrachtung der systematischen Stellung der Mycetozoen entnehmen wir als Hauptsache, dass diese Gruppe sowohl den Thieren als den Pflanzen verwandt ist. Mit Bezug auf diese Einsicht muss natürlich der Name »Mycetozoen« (Pilzthiere) bezeichnender erscheinen, als der einseitig die Pilzähnlichkeit betonende Ausdruck »Myxomyceten« (Schleimpilze), und darum habe ich dem de Bary'schen Namen im Folgenden den Vorzug gegeben.

Die Pilzthiere theilen mit den echten Thieren einer- und den echten Pilzen und Spaltpilzen andererseits das im Chlorophyllmangel begründete Unvermögen zur Erzeugung organischer Materie Ihre Existenz ist daher nur da möglich, wo sich bereits organische Substanz vorfindet, sei es in Form **lebender** Organismen oder Organe, sei es in Gestalt **todter** Thier- und Pflanzentheile.

Alle höher organisirten Mycetozoen nähren sich ausschliesslich von todten organischen Theilen oder deren Lösungen, führen mithin eine saprophytische Lebensweise. Sie lieben insbesondere Anhäufungen von Pflanzentheilen (Laub, Stengel, Früchte, Lohmassen, Excremente der Phytophagen, Baumstämme und -Stümpfe etc.); minder häufig bewohnen sie thierische Theile (Haare, Klauen, Federn, Excremente der Carnivoren u. s. w.). In allen Fällen ist Gegenwart von Feuchtigkeit eine der wesentlichen Bedingungen für ihre Entwicklung.

Die Zersetzungsprocesse, welche sie im Substrat hervorrufen, und deren nähere Natur wir noch nicht kennen, scheinen stets sehr allmählich vorzuschreiten, und niemals einen so intensiven Charakter zu tragen, wie er bei den Gährungs- und Fäulnissprocessen der Spalt- und Sprosspilze zu Tage tritt.

Die niederen Mycetozoen spielen z. Th. als Parasiten eine bedeutsame Rolle. Ihrem unfehlbar tödtlichen Angriff fallen insbesondere die verschiedensten Wassergewächse zum Opfer, namentlich solche, welche den niederen Gruppen (Algen, Pilzen) zugehören. Aber auch den Thierkörper verschmähen sie nicht, wie das Auftreten des vampyrellenartigen *Haplococcus reticulatus* Zopf[1]) in den Schweinemuskeln, das Vorkommen gewisser Amoeben im menschlichen Verdauungskanal, im Darm von Mäusen etc. beweist.

In ihrer schnellen Entwicklung zur Fructification, ihrer ausserordentlichen Vermehrungskraft und der leichten Verbreitbarkeit ihrer Keime hat man die Gründe zu suchen für den meist epidemischen Charakter der von ihnen verursachten Krankheiten, namentlich der Algenkrankheiten.

Doch sind solche niederen Mycetozoen keineswegs ausschliesslich an strengen Parasitismus gebunden. Manche wenigstens (wie z. B. *Diplophysalis*- und *Pseudospora*-Arten) können (nach meinen Beobachtungen) ebenso gut als Saprophyten existiren.

Gewisse Monadinen geriren sich als vorante Formen, d. h. sie verschlucken ganze lebende Organismen (Diatomeen, Protozoen etc.) so z. B. *Leptophrys vorax* (Cienk.) und manche Vampyrellen.

---

[1]) Ueber einen neuen Schleimpilz im Schweinekörper. Biol. Centralbl. 1883. Bd. III. No. 22.

In den an organischen Substanzen reichen Schlammmassen stehender und fliessender Gewässer, den mit pflanzlichen und thierischen Resten durchsetzten oberflächlichen Erdschichten, sowie den thierischen Excrementen hat man die Hauptentwicklungsheerde für niedere saprophytische Formen zu suchen.

In die Mannigfaltigkeit der lebenden Substrate der Monadinen wird am besten folgende Uebersicht einen Einblick verschaffen.

I. Pflanzen.

A. Algen.

1. Schizophyceen.	
Polycystis (ichthyoblabe?)	*Pseudospora libera* Zopf.
Oscillaria	*Enteromyxa paludosa* Cienkowsk *Spirophora radiosa* (E. u. Duj.).
Cylindrospermum (Sporen)	*Gymnococcus spermophilus* Z. *Vampyrellidium vagans* Z.
Scytonemeen	*Vampyrellidium vagans* Z. *Endyomena polymorpha* Z.
2. Bacillariaceen.	
Pinnularia *Synedra* *Stauroneïs* *Cymbella*	*Gymnococcus Fockei* Z.
Pinnularien	*Pseudospora Bacillariacearum* Z.
Synedren Cymbellen Epithemien	*Leptophrys vorax* (Cienk.).
Verschiedene kleine Formen	*Leptophrys vorax* (Cienk.). *Enteromyxa paludosa* Cienk.
Gomphonema devastatum Häck.	*Vampyrella Gomphonematis* Häck.
Unbestimmte Meeresformen	*Protomyxa aurantiaca* Häck. *Myxastrum radians* Häck.
3. Conjugaten.	
a) Desmidiaceen.	
Cosmarien und andere Formen	*Leptophrys vorax* (Cienk.). *V. multiformis* Zopf.
b) Zygnemeen.	
Spirogyren-Arten	*Vampyrella Spirogyrae* Cienk. *Pseudospora parasitica* Cienk. *Ps. infestans* Z. *Protomonas Spirogyrae* (Borzi).
Zygnema *Mesocarpus*	*Ps. parasitica* Cienk. *Protomon Spirogyrae* (Borzi).
4. Chlorophyceen.	
a) Pandorinaceen.	
Volvox globator	*Diplophysalis Volvocis* (Cienk.).
Chlamydomonas-Arten	*Colpodella pugnax* Cienk. *Mastigomyxa avida* Z. *Vampyrella multiformis* Z. *Leptophrys vorax* (Cienk.).

b) Confervaceen.	
Cladophora-Arten	*Gymnococcus perniciosus* Z. *Pseudospora parasitica* CIENK. *Pseudospora infestans* Z.
c) Vaucheriaceen.	
Vaucheria	*Pseudospora*-Arten.
d) Oedogoniaceen.	
Oedogonium echinospermum A. BR. und andere Oedogonien	*Vampyrella pendula* CIENK. *Pseudospora aculeata* Z. *Ps. infestans* Z. *Vampyrella pedata* KLEIN. *Leptophrys vorax* (CIENK.).
Bulbochaete minor H. B. und andere Arten	*Ps. infestans* Z. *Vampyrella pendula* CIENK.
e) Coleochaetaceen.	
Coleochaete irregularis PRINGSH.	*Aphelidium deformans* Z.
5. Characeen.	
Chara fragilis u. a. Arten	*Diplophysalis stagnalis* Z.
Nitella flexilis, mucronata etc.	*D. nitellarum* (CIENK.).

B. Muscineen.

1. Laubmoose.	
Hypnum-Arten, Vorkeim	*Pseudospora maligna* Z.
2. Lebermoose.	
Marchantia, Lunularia (Rhizoiden)	Näher zu untersuchende schwärmerbildende Monadinen.

C. Farne.

Prothallien und Rhizoïden verschiedener Polypodiaceen	*Pseudospora*-ähnliche Formen.

D. Gymnospermen.

Pinus (Pollenzellen)	*Vampyrellidium vagans* Z.

E. Angiospermen.

1. Monocotylen.	
Lemna trisulca *Elodea* (Blätter) *Pontederia crassipes* (Blätter, Blattstiele) *Vallisneria* (Blätter), Gräser (Wurzeln).	Formen, die ich nur erst theilweis untersucht habe.
2. Dicotylen.	
Brassica-Arten, *Iberis*	*Plasmodiophora Brassicae* WOR.
Leguminosen (Erbse, Lupine, *Robinia Pseudacacia* etc., Wurzeln)	*Plasmodiophora spec.*
Kartoffel (Knolle)	*Protomonas amyli* (CIENK.).

F. Pilze.

1. Spaltpilze	eine grosse Anzahl der verschiedensten Monadinen.
2. Phycomyceten.	
Saprolegnieen: *Saprolegnia, Achlya, Leptomitus, Dictyuchus* (vegetative und Sexual-Organe)	*Vampyrellidium vagans* Z. u. eine Anzahl anderer Formen.

G. Mycetozoen.

Monadinen.

Vampyrella pendula (Sporen)	*Leptophrys vorax* (Cienk.). *Pseudospora infestans* Z.
Vampyrella Spirogyrae	*Nuclearia.* andere Formen.
Leptophrys vorax (Cienk.).	eine *Pseudospora (infestans* Z.?)

II. Thiere.

Euglenen (Sporen)	*Leptophrys vorax* (Cienk.). *V. multiformis* Z.
Peridinien	*Protomyxa aurantiaca* Häck. *Myxastrum radians* Häck.
Infusorien Crustaceen (*Nauplius*-Form)	*Myxastrum radians* Häck.
Muskeln der Schweine	*Haplococcus reticulatus* Z.
Darm von Menschen	Noch näher zu untersuchende Formen *(Amoeba coli).*

Aus dieser Uebersicht, die z. Th. auf den Beobachtungen Cienkowski's, Haeckel's, Woronin's, Klein's, zum grössten Theil aber auf eigenen mehrjährigen Beobachtungen basirt, ergiebt sich, dass bereits eine nicht unbeträchtliche Zahl lebender Organismen als Substrate oder Nahrungsmittel niederer Mycetozoen bekannt sind, und hieran knüpft sich die Vermuthung, dass weitere Forschungen, für die hier noch ein grosses Feld, jene Zahl um ein Beträchtliches erhöhen werden.[1])

Wenn die Mycetozoen einerseits als Feinde anderer Lebewesen auftreten, so erfahren sie andererseits selbst wieder mannigfache Nachstellungen, und zwar nicht nur von Seiten der Thiere (z. B. von Infusorien, Räderthierchen, Würmern, Insectenlarven etc.), sondern auch seitens der Pilze, und selbst von ihres Gleichen werden sie angegriffen und vernichtet. So dringen, wie ich beobachtete, manche Phycomyceten (*Pythium*-artige) in die Sporocysten der verschiedensten *Pseudospora*-Arten (*Ps. infestans* etc.) ein, um die Sporen abzutödten und ihren Inhalt zu verzehren. So schmarotzt ferner auf der von Chlamydomonaden sich nährenden *Mastigomyxa avidaz* und zwar auf deren noch umherschwärmenden Zoosporen ein zierliches *Rhizidium (Rh. equitans* Z.) oft zu mehreren Individuen auf derselben Schwärmspore auftretend. In die Sporocysten von *Vampyrella Spirogyrae* und *Diplophysalls Nitellarum* dringt ein kleiner Vampyrellenartiger Parasit ein, welcher den Inhalt der Sporen aufnimmt und sich dann encystirt.

---

[1]) Es ist mir in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Mehrzahl der Wasserpflanzen aller Gruppen, auch die Meerespflanzen, sowie viele Sumpfgewächse, von Mycetozoen inficirt werd . Die Florideen und Fucaceen scheinen auf diesen Punkt hin noch gar nicht untersucht zu s . Von der Thatsache ausgehend, dass alles Wasser, welches in geringerer oder grösserer Me faulende organische Theile enthält, auch mehr oder minder reich an niederen Mycetozoen i gelangt man ferner zu der naheliegenden Vermuthung, dass manche derjenigen Thiere, welc ihre Nahrung in solchem Wasser suchen (wie Fische, Schwimmvögel, Sumpfvögel, Amphibi oder solche, welche in Misttümpeln, Gossen, Schlamm etc. wühlen (wie Schweine, Ratten etc Infektionen jener Organismen vom Darmkanal aus zu erleiden haben dürften.

Abschnitt I.

Formenkreis.

Der Entwickelungscyklus der Mycetozen gliedert sich in zwei wichtige Abschnitte, die man als vegetative und als fructificative Periode unterscheiden kann.

I. Die vegetativen Zustände.

Die vegetativen Zustände werden repräsentirt von dem Schwärmerstadium, dem Amoebenstadium und dem Plasmodienstadium.

1. Das Schwärmerstadium.

A. Structur.

Der Schwärmer (Schwärmspore, Schwärmzelle, Zoospore, Zoogonidie, früher auch »Monade« genannt) stellt ein hautloses Plasmaklümpchen (Primordialzelle) dar, an welchem man Plasma, Kern, Vacuolen und Cilien unterscheidet.

a) Plasma.

Die Hauptmasse des Plasmas wird gebildet von einer vollkommen homogenen, sehr schwach lichtbrechenden, hyalinen Substanz, dem Hyaloplasma. In diese eingebettet liegen kleine stärker lichtbrechende Körnchen *(Mikrosomata)*, die man in ihrer Gesammtheit wohl auch als Körnchenplasma bezeichnet.

Während das Hyaloplasma durch die gewöhnlichen Tinctionsmittel (Haematoxylinlösung, Carminlösungen etc.) nicht gefärbt wird, nimmt das Körnchenplasma leicht Farbstoffe auf. Dem Hyaloplasma kommt überdies die Fähigkeit activer Bewegung zu, von ihm aus geht auch die Bildung der Cilien sowie die Gestaltveränderung (Metabolie, Amoeboïdität). Das Körnchenplasma hingegen macht nur passive Bewegungen, welche vom Hyaloplasma beeinflusst werden.

Wie es scheint bleibt das Körnchenplasma stets in einiger Entfernung vom Kern gelagert, und so erscheint letzterer von einem schmalen Hyaloplasmahofe umgeben. (Fig. 1, A; E b c d).

Im Stadium lebhafter Schwärmthätigkeit zeigt der Hyaloplasmakörper glatte (nicht eckige) Contouren und mehr oder minder gestreckte spindelige oder birnförmige Gestalt, Fig. 1, A a b); in Momenten der Ruhe aber geht er sofort Gestaltveränderungen ein (Fig. 1, A c—e; C b c; B), welche je nach den Arten, sowie nach der Substratsbeschaffenheit und der Quantität der aufgenommenen Nahrung verschiedene Intensität haben können. Mitunter werden selbst lange und spitze Pseudopodien getrieben (Fig. 1, C b c). An einciligen Zoosporen mancher Mycetozoen lässt sich beobachten, dass im Zustande lebhafter Schwärmbewegung das Körnchenplasma nach dem geissellosen Pole hingedrängt wird, wodurch die Region um letzteren ganz körnchenfrei wird (Fig. 1, B).

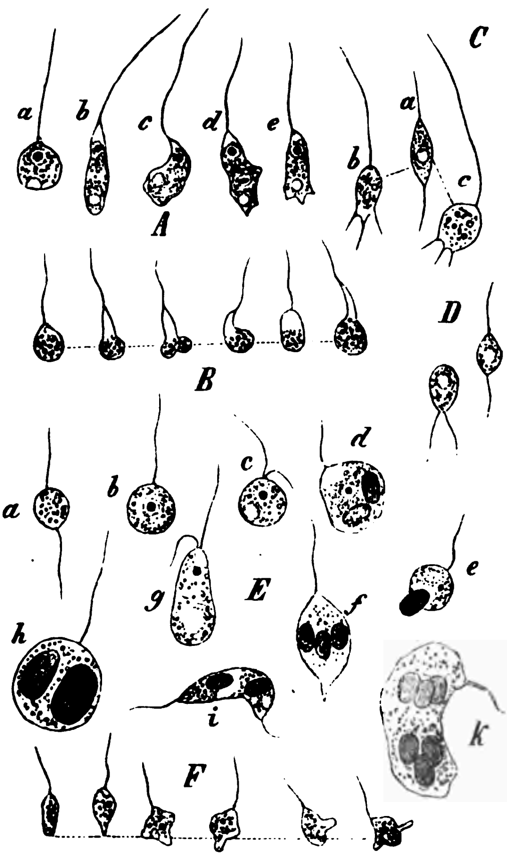
Amoeboïdität (Metabolie) der Schwärmer kommt keineswegs den Mycetozoen allein zu. Vielmehr finden wir diese Eigenschaft einerseits bei niederen Protozoen (Rhizopoden), anderseits bei den Zoosporen der Algenpilze (Phycomyceten). Unter letzteren sind die Chytridiaceen durch besonders auffällige amoeboïde Gestaltveränderungen ausgezeichnet, worauf zuerst Schenk[1]) aufmerksam machte.

---

[1]) Ueber contractile Zellen im Pflanzenreiche. Physikalisch-med. Gesellsch. zu Würzburg 1857. Vergl. auch Nowakowsky, Beiträge zur Kenntniss der Chytridiaceen, in Beitr. z. Biol. Bd. II. und meine im Druck befindliche Abhandlung über niedere Saprolegnieen (Nova

b) Kern *(Nucleus).*

Der Mycetozoenschwärmer ist ausgerüstet mit einem Kern. Kernlose Zoosporen dürften bei keinem Mycetozoum existiren. Mehrkernige Schwärmer wurden bisher nicht nachgewiesen. Der Kern stellt ein rundliches Körperchen dar, das in den meisten, vielleicht in allen Fällen, schwache Amoeboïdität besitzt, eine Eigenschaft, die ich kürzlich auch für den Kern der Zoosporen einer Chytridiacee *(Amoebochytrium)* nachwies[1], und die sich nach BRANDT auch bei den Rhizopoden (Heliozoen) findet.



(B. 447.) Fig. 1.

Schwärmsporen höherer und niederer Mycetozoen. A 540fach. Schwärmer von *Chondrioderma difforme* (PERS) *(Didymium Libertianum* DE BARY) mit einer Cilie einem Kern und einer contractilen Vacuole a und b Zustände mit lebhafter Schwärmbewegung, c—e minder lebhaft schwärmend und daher *Metabolie* des Körpers zeigend. B 540fach. Ein Schwärmer von *Lycogala flavo-fusca* EHRB. in verschiedenen Phasen der Gestaltveränderung *(Metabolie).* Das Vorderende des Schwärmers besteht im gestreckten Zustande nur aus Hyaloplasma. C 900-fach. Schwärmsporen von *Pseudospora parasitica* CIENK.; a mit 2 bipolar gestellten Cilien lebhaft schwärmend; b und c mit nur 1 Cilie, am hinteren Ende amoeboïd, und zwar lange und spitze Pseudopodien treibend. D 540fach. Zwei Schwärmer von *Diplophysalis stagnalis* ZOPF mit je 2 Cilien, die bei dem einen bipolar, beim andern monopolar gestellt sind. E 700fach. Schwärmer von *Mastigomyxa avida* in verschiedenen Stadien der Entwickelung. Die grossen dunklen Körper sind Schwärmer einer *Chlamydomonas.* F 540fach. Ein und derselbe Schwärmer von *Pseudospora maligna* in verschiedenen Stadien der Metabolie.

Da Grösse und Lichtbrechungsvermögen des Kernes relativ gering erscheinen, so macht sein Nachweis oft mehr oder minder grosse Schwierigkeiten, zumal wenn der Plasmakörper relativ grosse oder zahlreiche Ingesta enthält. Letztere zu entfernen bringt man in manchen Fällen die Methode der Sauerstoffentziehung mit Vortheil zur Anwendung, wie ich (a. a. O.) für ***Protomonas amyli*** und ***Mastigomyxa avida*** zeige. Von Färbungsmethoden wendet man auf das lebende Object nach meinen Erfahrungen am besten Behandlung mit sehr verdünnter wässriger Hämatoxylinlösung an. Durch Erhöhung des Lichtbrechungsvermögens vermittelst Säurezusatz (Essigsäure, Chromsäure etc.) lässt sich der Kernnachweis auch ohne Färbungsmittel führen. Die Grösse der Kerne schwankt nach der Grösse der Schwärmer. Eine Differenzirung von Kern un Kernkörperchen scheint übera zu fehlen.

c) Cilien.

Als Hauptcharakteristicum de Schwärmer gegenüber den übrige

Act. Leop. 1884), wo für eine ganze Reihe von Arten die Amoeboïdität der Schwärmer i Wort und Bild dargelegt wurde.

[1] Ebenda.

vegetativen Entwicklungsstadien verdient der Umstand hervorgehoben zu werden, dass ihr Hyaloplasma im Stande ist, feine fadenförmige Fortsätze zu treiben, welche mit den Pseudopodien die Eigenschaft der Contractilität theilen, aber von diesen dadurch unterschieden werden, dass sie auf ein oder wenige Punkte der Körperoberfläche localisirt erscheinen und grössere Constanz in der Form, so wie im Allgemeinen grössere Agilität besitzen. Man pflegt diese Organe als Cilien (Geisseln, Flagellen) zu bezeichnen. In der Regel übertreffen sie in Bezug auf Länge den Plasmakörper ums Mehr- bis Vielfache.

Was Zahl und Stellung betrifft, so wechseln sie nicht nur nach Gattungen und Arten, sondern auch oft nach den Individuen derselben Species. An Schwärmern der höheren Mycetozoen wird man in der Regel nur eine einzige Cilie finden (Fig. 1 A und Fig. 2 A) und zwar in polarer Stellung; bei niederen Mycetozoen sind 1—3 Geisseln vorhanden, bei den *Pseudospora*-artigen Monadinen 1—2 (Fig. 1 CD), bei *Mastigomyxa* (Fig. 1 E) 1—3. Zwei- und dreizählige Cilien zeigen entweder monopolare oder bipolare Insertion.

Infolge der Feinheit, des geringen Lichtbrechungsvermögens und der mehr oder minder lebhaften Bewegung stellen sich dem Nachweis der Cilien auf rein optischem Wege bisweilen Schwierigkeiten entgegen. In diesem Falle bedient man sich fixirender und gleichzeitig tingirender Reagentien (Jodlösung, Chromsäure, MERKEL'sche Lösung etc.).

Durch die Cilien wird die eigenthümliche Form der Ortsbewegung vermittelt, welche man als Schwärmbewegung bezeichnet. Die besonderen Arten dieser Bewegung sind in Abhängigkeit von der Grösse und Form des Körpers, sowie von der Zahl, der Länge und Dicke und der Insertionsstelle der Flagellen. Schwärmer, die an jedem Pole eine Cilie besitzen, bewegen sich beim lebhaften Schwärmen gewöhnlich in derselben Linie hin und her (z. B. *Diplophysalis stagnalis* ZOPF); Schwärmer, die nur eine Cilie haben, zeigen, wenn diese nicht ganz polar, hüpfende Bewegung, nicht unähnlich der mancher Chytridiaceen-Zoosporen. Ist die Cilie genau polar gestellt, so rotirt der Körper um seine Längsachse, einen Kegelmantel beschreibend, dabei beständig in Richtung der Cilie vorwärts schreitend. Im Wesentlichen dieselbe Bewegung findet statt, wenn die Cilien zu 2—3 monopolar auftreten. Infolge davon, dass die Geisseln sich gelegentlich contrahiren oder peitschenschnurartige Undulationen ausführen, und bald nach dieser bald nach jener Richtung sich ausstrecken, werden jene drehenden Bewegungen des Körpers zeitweis unterbrochen und es treten dem Schaukeln, Zittern etc. ähnliche, oft schwer zu definirende Bewegungsformen auf, die noch dadurch modificirt werden können, dass amoeboide Bewegungen des Hyaloplasmas hinzukommen, sobald die Intensität der Cilienbewegung etwas nachlässt.

d) Vacuolen.

Die zwischen den Plasmapartikelchen befindlichen wässerigen Flüssigkeitstheilchen können zusammentreten und in rundlichen Hohlräumen des Plasmas Tröpfchen bilden (Vacuolenbildung). Kleinere Schwärmerformen besitzen in der Regel nur eine, grössere 2—3, seltener mehrere Vacuolen. Gewöhnlich sind sie contractil, d. h. sie entleeren den wässrigen Inhalt infolge von Contractionen des umgebenden Plasmas nach aussen. Ansammlung und Entleerung der Flüssigkeitsmengen erfolgt oft in rhythmischer Abwechselung. In sehr kleinen Schwärmerformen sind die Vaculen entweder von grosser Winzigkeit, oder sie fehlen auch gänzlich[1].

---

[1] Man vergleiche übrigens das weiter unten über die Vacuolen der Amoebenform Gesagte.

B. Nahrungsaufnahme.

Die Schwärmer vermögen, wie man sich an höheren wie niederen Pilzthieren leicht überzeugen kann, feste Nahrung aufzunehmen. Natürlich geschieht dies nicht im Zustande lebhaften Schwärmens, wo der Plasmakörper ziemlich scharf begrenzt ist, sondern in den Momenten, wo er zu provisorischer Ruhe gelangt, die Cilienbewegung matter wird, und gewöhnlich amoeboïde Gestaltveränderungen Platz greifen. Die Aufnahme erfolgt bei höheren wie niederen Mycetozoen in derselben Weise, nämlich so, dass der Plasmakörper sich mit dem cilienlosen Theile eng an den Gegenstand anschmiegt und ihn mit meist stumpfen Ausstülpungen des Hyaloplasmas umfliesst, hierbei wird die Cilie nicht eingezogen[1]). Die Ingesta sind oft gross, z. B. bei *Mastigomyxa avida* relativ grosse *Chlamydomonas*-Schwärmer (Fig. 1 E d—f, h—k), bei *Pseudospora*-Arten Chlorophyllkörper, Stärkekörnchen etc. der Wirthspflanzen, bald wieder sehr klein. Mitunter erscheinen die Schwärmer ganz vollgestopft von Ingestis, sodass sie Kern und pulsirende Vacuolen verdecken (Fig. 1 E h). Die Schwärmbewegung wird dann natürlich in ihrer Intensität beeinträchtigt, aber keineswegs aufgehoben. Sind die Ingesta ausgesogen, so werden sie wieder ausgestossen; so wenigstens bei gewissen Formen (z. B. *Mastigomyxa)*; bei anderen scheinen sie dem Plasmakörper einverleibt zu bleiben bis zur Fructification (Pseudosporeen)[2]). Infolge der Nahrungszufuhr vergrössert sich die Plasmamasse der Schwärmer natürlich, oft ums Mehrfache bis Vielfache des ursprünglichen Volumens, wofür man namentlich bei den Monadinen Beispiele findet: so *Mastigomyxa avida* und Pseudosporen, wo nicht selten eine Vergrösserung ums Zwölffache erfolgt. Kern und Vacuolen nehmen dabei gleichfalls an Durchmesser zu, nur nicht in entsprechendem Grade.

C. Theilung.

Für die höheren Mycetozoen ist von DE BARY[3]) und CIENKOWSKI[4]) die wichtige Thatsache festgestellt worden, dass ihre Schwärmer das Vermögen besitzen, sich durch fortgesetzte Zweitheilung zu vermehren.

Der Theilungsact mit seinen Vorbereitungen (Fig. 2 A) stellt sich für die genannte Gruppe nach DE BARY's Untersuchungen an *Chondrioderma difforme* (= *Didymium Libertianum), Stemonitis* und anderen Formen wie folgt dar: Zunächst werden die Bewegungen des Schwärmens träger, die Cilie wird eingezogen, Vacuole und Kern verschwinden, und der Plasmakörper rundet sich zur Kugel oder zum Ellipsoïd ab. Jetzt erscheint eine quergehende Einschnürung in dem etwas gestreckten Körper, die tiefer und tiefer gehend das Plasmaklümpchen in zwei kugelige Hälften theilt. Letztere erhalten darauf amoeboïden Charakter, bekommen je eine Cilie und schwärmen nun. Während jene Einschnürung auftritt, erscheint in jeder Hälfte eine Vacuole, und nach der Theilung ein neuer Kern. Man kann sich von der Richtigkeit dieser Beobachtungen an *Chondrioderma*-Schwärmern leicht überzeugen, nur finde ich, dass aus dem ursprünglichen Kern, r übrigens nicht verschwindet, schon vor der Theilung des Schwärmers 2 Kerne ntstehen, von denen jeder Plasmahälfte einer zugewiesen wird. Aller Wahrheinlichkeit nach wird sich die chwärmertheilung bei allen höeren Mycetozoen im Wesentlichen eben dem Sinne vollziehen.

---

[1]) Dies ist z. B. bei *Mastigomyxa avida* der Fall. Für die Schwärmer von *Pseudospora infestans* ZOPF giebt BRASS l. c. an, dass sie vor der Nahrungsaufnahme die Cilien einziehen um sie nach derselben wieder hervorzustülpen.

[2]) Wie weiter unten nachgewiesen werden soll, kann man die Schwärmer durch Sauerstoff-Absperrung, Kälte-Einwirkung etc. zwingen ihre Ingesta fahren zu lassen und so lässt sich der Kern sichtbar machen (Vergl. die Kap. über das Verhalten gegen physikalische Agentien).

[3]) Die Mycetozoen pag. 85.

[4]) Das Plasmodium, PRINGSHEIMS Jahrb. III.

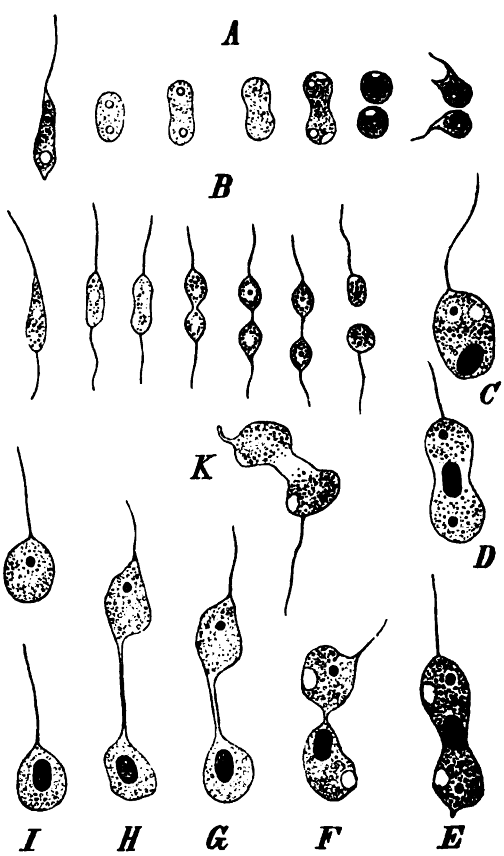


Fig. 2. (B. 448.)

Theilungsvorgänge bei Schwärmern von niederen und höheren Mycetozoen. A 390fach. Ein einciliger Schwärmer von *Comatricha Friesiana* DE BARY (= *Stemonitis obtusata* FR.) in den verschiedenen Phasen der Zweitheilung nach DE BARY. B 540fach. Zweiciliger Schwärmer von *Diplophysalis stagnalis* ZOPF mit den successiven Theilungszuständen. C—J 750fach. Einciliger Schwärmer von *Mastigomyxa avida* ZOPF mit seinen Theilungsstadien. Reihenfolge nach den Buchstaben. Die grossen dunklen Ingestakörper sind Schwärmsporen einer *Chlamydomonas*. K 750fach. Zweiciliger Schwärmer derselben Art, Ingesta frei, sich gleichfalls zur Theilung anschickend. Die mittlere Region des Plasmakörpers körnchenfrei.

Die DE BARY'schen Beobachngen legten die Vermuthung ahe, es möchten auch die Schwärer der niederen Pilzthiere zur weitheilung veranlagt sein. Speiell in dieser Richtung unterommene Untersuchungen an *Diplophysalis stagnalis* (Fig. 2, B), inigen Pseudosporen und *Mastigomyxa avida* (Fig. 2, C—J) führten nun in der That zu dem erwarteten Resultate.

Der Vorgang stimmt mit dem für die höheren Mycetozoen bekannten zunächst darin überein, dass eine Streckung des Körpers erfolgt und die Theilungsrichtung senkrecht zur Längsachse des Schwärmers steht. Die Zoospore zieht aber auch während des Prozesses die Cilie oder die Cilien nicht ein, sondern bewegt sich mittelst derselben weiter. An grösseren Schwärmern, wie sie z. B. *Mastigomyxa avida* aufweist, lässt sich unschwer constatiren, dass vor Beginn der Einschnürung der ursprüngliche Kern sich in zwei theilt und beim Eintritt derselben statt der ursprünglichen Vacuole zwei, in jeder Hälfte eine auftreten (E). Die Theilung erfolgt nun in der Art, dass die Mitte des gestreckten Körpers, wo das Hyaloplasma körnchenfrei worden, sich tiefer und tiefer schnürt und dabei zu einem mehr oder minder langen, später zerreissenden hmus oder Faden auszieht (F—J). Derselbe kann, wie ich für *Mastigomyxa* *ida* sicher beobachtete, für die eine oder die andere Theilhälfte als Geissel stehen bleiben! (J) Schwärmer, welche gröbere Nahrung aufgenommen, stossen se vor der Theilung mitunter aus; im anderen Falle vertheilen sich die Ingesta beide Hälften, oder sie werden nur einer zugewiesen (Fig. 2, F—J).

Wenn man die Theilungsfähigkeit der *Monadinen*-Schwärmer bisher übersehen hat, so liegt der Grund dafür einmal in der Kleinheit vieler Objecte, sodann in der relativ grossen Schnelligkeit des Vorgangs und endlich darin, dass auffällig häufige Theilungen nur unter ganz bestimmten äusseren Bedingungen auftreten, die herzustellen man vorläufig nicht in der Hand hat, und die man auf dem Wege des Zufalls nicht immer trifft.1)

Zweifellos dürften sich die Theilungen unter gewissen Verhältnissen mehrere, vielleicht selbst viele Generationen hindurch fortsetzen. Zwar ist der direkte Beweis in dieser Richtung schwierig, da man die Theilzellen der ersten Generation in Folge ihrer lebhaften Agilität gewöhnlich nicht bis zu dem Punkte im Gesichtsfelde behalten kann, wo sie sich selbst wiederum zur Theilung anschicken. Allein es giebt eine indirekte Stütze für jene Annahme in der Thatsache (die für die höheren Mycetozoen auch de Bary geltend macht), dass erstens die Zahl der Schwärmer bezüglich ihrer Höhe sehr bald in gar keinem Verhältniss steht zu der geringen Zahl der Cysten oder Sporen, denen die Zoosporen entstammen, und zweitens die Theilungen in derselben Objektträgerkultur oder in derselben Wirthszelle noch am 2. und 3. Tage u. s. w. fortdauern.

In einem isolirten Nitellenschlauche z. B., der mit Schwärmer bildenden Cysten von *Diplophysalis stagnalis* versehen auf dem Objektträger kultivirt wird, trifft man zunächst nur die Schwärmer, die aus den Cysten ausgeschlüpft sind. Obwohl nun von aussen keine Einwanderung erfolgen kann, sieht man in den nächsten Tagen die Schwärmerzahl sich ums Mehrfache vergrössern, sodass oft der ganze Schlauch von ihnen wimmelt. Ganz ähnliche Beobachtungen habe ich bezüglich einer in Vaucherien lebenden *Pseudospora*, an *Protomonas amyli* etc. gemacht).

In der Theilungsfähigkeit der Schwärmer, die jedenfalls eine ganz allgemein verbreitete Eigenschaft der Mycetozoen darstellt, ist ohne Zweifel ein höchst wichtiges Vermehrungs- und Verbreitungsmittel gegeben.2)

D. Verbreitung der Schwärmerbildung.

Es giebt unter den Mycetozoen ganze Gruppen, welche keinen Schwärmzustand besitzen. Unter den niederen Mycetozoen (Monadinen) zeichnen sich wie zuerst Cienkowski zeigte, durch den Mangel der Zoosporenbildung aus: die Vampyrellenartigen und die Monocystaceen. Sie treten dadurch in Gegensatz zu den zoosporenbildenden Monadinen und können diesen, den *Monadineae zoosporeae*, wie sie Cienkowski3) bezeichnete, als *Monadineae azoosporeae* gegenüber gestellt werden.

Bei den höheren Mycetozoen (Eumycetozoen) finden wir ein ähnliches Verhältniss. Das Gros derselben besitzt Schwärmerbildung. Die von Brefeld4) entdeckten Dictyosteliaceen: *Dictyostelium mucoroïdes* und *Polysphondylium violaceum* aber sowie die Guttulineen bilden keine Schwärmsporen.

---

1) Neuerdings hat übrigens auch A. Brass (Biologische Studien, Heft 1.) Schwärmertheilung bei niederen Mycetozoen beobachtet und einige meiner Originalzeichnungen zur Illustration der Thatsache benutzt.

2) Die Fähigkeit der Schwärmer, Zweitheilung einzugehen, ist bekanntlich auch bei verschiedenen anderen Gruppen niederer Organismen zu finden, so bei Euglenen und anderen Flagellaten, ferner bei Algen (namentlich den Chlorophyceen) und selbst bei Pilzen (Phycomyceten z. B. *Aphanomyces stellatus)*.

3) Beiträge zur Kenntniss der Monaden (Max Schultze's Archiv I, pag. 213).

4) Brefeld, *Dictyostelium mucoroïdes*. Senkenbergische Gesellschaft 1870 und Schimmelpilze. Heft VI.

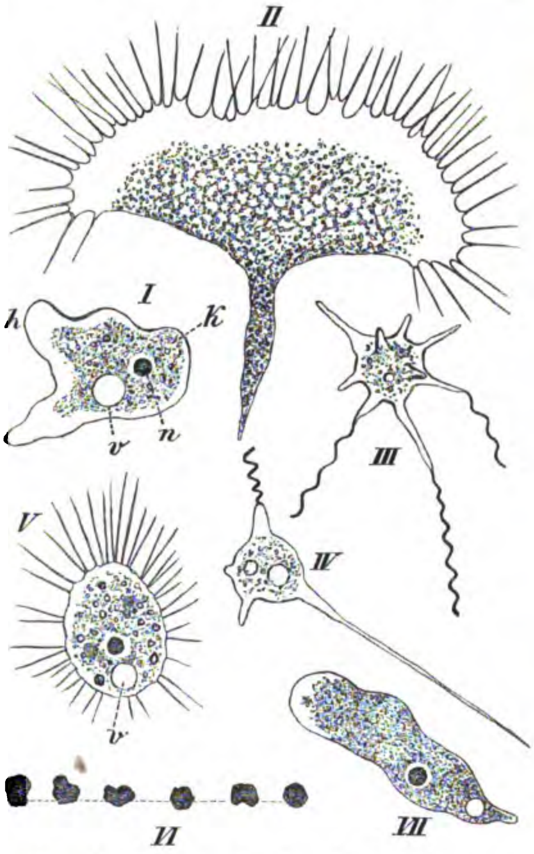
2. Das Amoebenstadium.

A. Struktur.

Die Amoebe stellt gleichfalls eine Primordialzelle dar, an der man stets Kern, Plasmasubstanz und Vacuolen unterscheiden kann. In dem Mangel der Cilie liegt der Hauptunterschied gegenüber der Zoospore.

a) Plasma.

Wir haben auch hier mit Max Schultze zu unterscheiden zwischen der Grundsubstanz (dem Hyaloplasma, Fig. 3, I h) und den in diese eingelagerten Körnchen (Körnchenplasma k). Die Grundsubstanz ist homogen, nur schwach lichtbrechend, indifferent gegen die gewöhnlichen Färbungsmittel und vermittelt durch ihre Contractilität die Bewegung. Die Körnchen dagegen besitzen stärkeres Lichtbrechungsvermögen, nehmen leicht gelöste Farbstoffe auf und werden durch die aktiven Bewegungen des Hyaloplasmas mitgeführt. Da die Körnchen in der Regel nur im mittleren Theile des Amoebenkörpers gelagert erscheinen, gewinnt es den Anschein, als ob das Hyaloplasma nur eine peripherische Schichte bilde (Ectoplasma, Rindenschicht), und der centrale Theil nur aus Körnchenplasma bestehe (Endoplasma, Markschicht[1]). Es ist dies die Ansicht von der concentrischen Schichtung des Amoebenkörpers, die man auch noch durch den Hinweis zu stützen sucht, dass die peripherische Schicht mehr der Contractilität, die innere mehr der Ver-



(B. 449.) Fig. 3.

Amoebenformen. I. Gelappte Amoebenform, zu *Pseudosporidium Brassianum* Z. gehörig; h Hyaloplasma, k Körnchenplasma, n Kern, v Vacuole (nach Brass). II. Amoebe von *Leptophrys vorax* (Cienk.). Das Plasma ist an der vorderen Peripherie in einem breiten Saume ganz körnchenfrei. Die Körnchen des Körnerplasmas sind, weil sie die Zwischenräume rundlicher, auf den ersten Blick wie Vacuolen aussehender Paramylumkörner ausfüllen, netzmaschenartig angeordnet, die zahlreichen Kerne bei diesem lebenden Objekt nicht wahrnehmbar. III. u. IV. 540fach. Amoeben von *Spirophora radiosa* (Z) mit Pseudopodien, die theilweis zierlich korkzieherartig gekrümmte Enden zeigen. Kern nicht sichtbar. V. Amoebe von *Vampyrella pendula* Cienk. mit zahlreichen radienartig gestellten feinen Pseudopodien (*Actinophrys*-Form), in der Mitte der Kern mit seinem Hyaloplasmahof, seitlich eine Vacuole. VI. Kern derselben Amoebe in seinen verschiedenen Stadien amoeboïder Veränderung. VII. 1000 fach. Amoebe von *Copromyxa protea* (Fayod) mit Kern und Vacuole — *Limax*-Form (nach Fayod).

---

[1] Diesen Ausdrücken entsprechen die zoologischerseits angewandten: Ectosark und Endosark.

dauung der Ingesta diene. — Fast durchgehends bleiben die Körnchen in einiger Entfernung vom Kern gelagert (Fig. 3, I, V, VII), sodass die nächste Umgebung dieses Körperchens aus körnchenlosem Hyaloplasma besteht. Wie es scheint, haben manche Beobachter diese Verhältnisse falsch gedeutet, nämlich den Hyaloplasmahof als Kern und den eigentlichen Kern als Kernkörperchen aufgefasst.

Die Ansicht von der Differenzirung des Amoebenkörpers in concentrische Schichten, wird neuerdings in weitgehendster Weise von A. Brass[1]) vertreten. Er nimmt vier Schichten an 1. das Bewegungsplasma, 2. das Athmungsplasma, 3. das Nahrungsplasma, 4. das Ernährungsplasma.

Das Bewegungsplasma entspricht dem Ectoplasma der Autoren, es übernimmt die Funktion der Bewegung und Nahrungsaufnahme. Nach innen soll sodann eine dünne, feinkörnige, die Athmung vermittelnde Schichte folgen: das Athmungsplasma. An diese schliesst sich nach innen eine dickere Schicht von zähflüssigem Plasma an, in das kleinere oder grössere Körnchen eingelagert sind, die aus assimilirter Nahrung bestehen: das Nahrungsplasma, wohin auch die Ingesta aufgenommen werden; und endlich folgt als innerste Lage der vorhin erwähnte dünne Plasmahof um den Kern: das Ernährungsplasma. Es ist meistens ziemlich scharf gegen das Nahrungsplasma abgegrenzt und sendet nach allen Richtungen Fortsätze in dasselbe hinein, um die Nahrung zu verdauen. Seine Thätigkeit ist also eine assimilatorische.

Ob diese Annahme einer weitgehenden Arbeitstheilung des Plasmas für so niedrig stehende Organismen, wie die Monadinen es ohne Zweifel sein dürften, sich als in der That begründet erweist, wage ich zur Zeit nicht zu beurtheilen, da meine Beobachtungen über diesen Punkt noch nicht abgeschlossen sind.

Von der oben erwähnten hyaloplasmatischen Grundsubstanz geht die Bildung der Pseudopodien aus. Nur ausnahmsweise wandern in diese die Körnchen mit hinein (z. B. *Vampyrella Spirogyrae* [aber nicht bei allen Individuen] und *Leptophrys vorax* Cienk.)

Bei den meisten Monadinen sind die Pseudopodien einfach, d. h. unverzweigt, oder nur gelegentlich zufällig verzweigt (so bei den Vampyrellen, *Pseudospora*-Arten, *Diplophysalis)*. Eine bemerkenswerthe Ausnahme von dieser Regel machen *Gymnococcus perniciosus* Z. und *G. Fockei* Z., wo sogar mit mehr oder minder reicher Auszweigung ausgesprochene Anastomosenbildung combinirt ist welche den Amoeben plasmodialen Charakter im Sinne der höheren Mycetozoen verleiht, nnd bisher noch bei keinem monadinenartigen Mycetozoum beobachtet ward, mit Ausnahme von *Leptophrys vorax* (Cienk.), die wie schon Cienkowski zeigte, gelegentlich anastomosirende Zweige bildet.

Bezüglich der Form, Zahl und Stellung der Pseudopodien treten je nach den Gattungen vielfache Schwankungen auf: die Vampyrellen besitzen zahlreiche lange, dünne und spitze Fortsätze, die radienartig vom Körper ausstrahlen. Man hat solche Formen wegen der Aehnlichkeit mit den Amoeben der Rhizopodengattung *Actinophrys* als »actinophrys-artig« bezeichnet. Die nämliche Form finden wir auch bei *Diplophysalis*, *Protomonas amyli* und *Pseudospora*-Arten. Andere Mycetozoen bilden ausnahmslos nur ganz kurze, breite und stumpfe Pseudopodien von geringer Anzahl; bleibt dabei der Plasmakörper im Wesentlichen gestreckt, wie z. B. *Copromyxa protea* (Fayod), so haben wir die *Limax*-Form. (Fig. 3, VII.) Eine höchst charakteristische Pseudopodienform treffen wir bei *Spirophora radiosa* an, wo lange, relativ dicke Fortsätze am Ende zu höchst zierlichen und regelmässigen Spiralfäden umgestaltet werden (Fig. 3, III, IV).

---

[1]) Biologische Studien. Heft 1.

Nach allen diesen Angaben kann es füglich keinem Zweifel unterliegen, dass bei manchen Monadinen die Pseudopodienbildung derartige Eigenthümlichkeiten aufweist, dass sie sehr wohl mit zur systematischen Unterscheidung verwandt werden dürften, nicht für sich allein, sondern im Verein mit anderen Charakteren.

Im Allgemeinen aber muss festgehalten werden, dass Grösse, Form, Zahl und Stellung der Pseudopodien, ebenso wie die Form des eigentlichen Amoebenkörpers ausserordentlich wechselt, sowohl mit dem Alter, der Bewegungsform, der Zunahme der Ingestamenge, als mit der Veränderung des Substrats, der Temperatur, der Sauerstoffzufuhr, und anderen Momenten. So werden, um nur einige Beispiele anzuführen, die in der Jugend langen, dünnen und spitzen Pseudopodien der *Charen* bewohnenden *Diplophysalis stagnalis* Zopf im Alter der Amoebe dicker, minder zahlreich, kürzer und zur Zeit des Ueberganges in die Fructification stumpflappig. Frei schwimmend sind die Amoeben von *Vampyrella* mit allseitig ausstrahlenden Pseudopodien versehen (Fig. 3, V), bei der Nahrungsaufnahme oder beim Kriechen auf einem Algenfaden aber bekommen diese nach Form, Anordnung und Grösse einen ganz anderen Charakter.

Dazu kommt, dass oft die Amoeben verschiedener Arten, ja von Repräsentanten ganz verschiedener Gattungen bezüglich der Pseudopodienbildung, Struktur, Form und Grösse einander so vollkommen ähnlich erscheinen, dass man sie nicht unterscheiden kann und die Entwickelungsgeschichte erst studiren muss, um sagen zu können, wohin sie gehören. Das gilt vor allen Dingen für die höheren Mycetozoen. Früher, als man den relativen diagnostischen Unwerth der Amoebencharaktere nicht kannte, und von vielen Seiten die Ansicht gehegt wurde, dass manche Amoebe überhaupt keine weiteren genetischen Beziehungen aufzuweisen hätte, gründete man auf die Morphologie dieses Zustandes besondere Arten, und die Folge davon ist, dass viele dieser »Arten« nicht mit Sicherheit wiederzuerkennen, also für die Systematik werthlos sind.

b) Kern.

Für alle höheren Mycetozoen und alle Monadinen, die man darauf hin untersucht hat, konnte die Gegenwart eines Kerns in den Amoeben nachgewiesen werden, selbst für die Vampyrellen und *Protomonas amyli*, wo nach der Annahme Cienkowski's, Haeckel's und Klein's jener Körper fehlen sollte. Den Amoeben von *Leptophrys vorax* (Cienk.) und den (bezüglich ihrer Stellung noch zweifelhaften) Nuclearien Cienkowski's kommen sogar mehrere resp. viele Kerne zu.[1]

Im Allgemeinen sind grosse Amoeben, wie z. B. die der meisten höheren Mycetozoen, sowie der Vampyrellen, des *Pseudosporidium Brassianum* Z. auch mit relativ grossen Kernen ausgestattet. Sehr kleine Amoebenformen (wie die von *Dictyostelium mucoroides*) besitzen auch entsprechend winzige Kerne.

Dem Nachweis der Kerne stellen sich mitunter besondere Schwierigkeiten entgegen, welche darin liegen, dass diese Körper durch grössere Anhäufung von Plasmakörnchen oder von aufgenommenen Fremdkörpern leicht verdeckt werden. Um diese Schwierigkeiten zu überwinden wird es nöthig, solche

---

[1] Für *Leptophrys vorax* werde ich dies in meiner Arbeit: Ueber die niederen Pilzthiere noch näher begründen.

Individuen zur Untersuchung auszuwählen, welche möglichst ingesta- und körnchenfrei sind. Für gewisse Arten lässt sich auch die später mitgetheilte Methode der Sauerstoffentziehung[1]) mit Erfolg in Anwendung bringen, so für manche *Pseudospora*-artige Monadinen (wie z. B. *Protomonas amyli, Mastigomyxa avida* etc.).

Die Vampyrellen, die *Protomonas amyli* und *Pseudospora*-Arten besitzen nach meinen Beobachtungen amoeboide Kerne (Fig. 3, VI u. Erklärung), nach BRASS auch *Pseudosporidium Brassianum* Z. Es liegt die Wahrscheinlichkeit vor, dass die Kerne aller anderen Monadinen die gleiche Eigenschaft zeigen. Theilung des Kerns als Einleitung zum Process der Zweitheilung des Amoebenkörpers wurde von BRASS für *Pseudosporidium Brassianum* beobachtet, von mir auch bei Amoeben einer anderen Art gesehen.

c) Vacuolen.

Wie in den Schwärmern treten auch in den Amoebenzuständen Ansammlungen von aus dem Plasma abgeschiedener, wässeriger Flüssigkeit in Tropfenform auf (Vacuolen). Bei kleinen Objecten sind sie in Einzahl (Fig. 3, I. V. VII.) oder Zweizahl, bei grösseren meistens zu mehreren vorhanden (Fig. 4, III. II). Entsprechend dem grösseren Volumen des Amoebenkörpers besitzen sie meist grösseren Durchmesser, als die Schwärmer-Vacuolen. Man hat wie bei der Schwärmerform zu unterscheiden zwischen ruhenden und pulsirenden Vacuolen. Letztere sind dadurch charakterisirt, dass sie plötzlich verschwinden, um an derselben Stelle wieder aufzutreten. Jene Erscheinung beruht, wie bei den niederen Thieren (Infusorien)[2]) darauf, dass sie sich nach aussen entleeren. Sie sind mithin Secretionsorgane primitivster Art.

Nach ROSSBACH enthalten die im Infusorienkörper befindlichen contractilen Vacuolen (ausser Wasser) zugleich Produkte der in der Zelle sich abspielenden Oxydationsprocesse, und bei den Mycetozoen, höheren wie niederen, dürfte die Sache sich ganz ähnlich verhalten. Es ist dies um so wahrscheinlicher, als K. BRANDT[3]) an einer grossen Amoebe, die vielleicht den Mycetozoen zugehört, die interessante Thatsache eruirt hat, dass der Tropfen der pulsirenden Vacuole Säure enthalten kann. Bei Zusatz von Haematoxylinlösung fand er nämlich, dass der Tropfen erst gelb, dann braun wird, eine Erscheinung, die nur so zu erklären ist, dass das durch den Plasmakörper nach der Vacuole gelangende Haematoxylin daselbst Säure vorfindet.

Nach ROSSBACH's Untersuchungen zu schliessen, dürfte die Frequenz der Pulsationen bei den Mycetozoen gleichfalls in Abhängigkeit stehen von der Temperatur, vom Sauerstoffzutritt etc. Eine besondere membranartige Umhüllung besitzen die pulsirenden Vacuolen nicht, daher auch (in grösseren Amoeben) häufiges Verschmelzen derselben.

---

[1]) Siehe den physiologischen Abschnitt.

[2]) ROSSBACH, Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physik. Agentien und Arzneimittel (Verhandl. d. med. phys. Ges. zu Würzburg 1872.)

[3]) Färbung lebender einzelliger Organismen. Biol. Centralbl. 1882. — Vergleiche auch DE BARY, Mycetozoen, pag. 41 u. 81. — PFEFFER, Pflanzenphysiologie II, pag. 398. — BRASS, Biologische Studien. Heft I, pag. 61. — Für thierische Objecte (*Actinophrys Eichhornii*) wies zuerst ZENKER (SCHULTZE's Archiv 1866, Bd. II) die Entleerung der puls. Vac. nach. Vergl. auch: KLEBS, Ueber die Organisation einiger Flagellaten-Gruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien (Unters. aus dem bot. Inst. Tübingen, Bd. I, Heft 2).

Bei *Leptophrys vorax* (Cienk.) scheint übrigens die Bildung von Vacuolen gänzlich zu unterbleiben.

d) Accessorische Inhaltsbestandtheile.

α. Paramylum.

In dem Plasma der Amoebenzustände (Fig. 3 II, Fig. 4 VII nebst Erkl.) (sowie der Cystenzustände) von *Leptophrys vorax* (Cienkowski) habe ich neuerdings eigenthümliche Körperchen nachgewiesen[1], welche bezüglich ihrer morphologischen und chemischen Beschaffenheit den Charakter von Paramylum tragen, eines Stoffes, den man bisher durch Focke's[2], Carters[3], Stein's[4], Schmitz's[5] und Klebs[6] Untersuchungen nur für die Familie der *Euglena*-artigen Organismen kannte. Bei der genannten Monadine erscheinen die Körperchen rundlich, durch gegenseitigen Druck bisweilen von eckigem Aussehen. Ihr sehr geringer Durchmesser, der gewöhnlich nicht über 4 mikr. hinausgehen dürfte, ist schwankend. Es findet sich eine deutliche concentrische Schichtung vor. Als Reactionen, welche gleichfalls auf die Paramylum-Natur hinweisen, mögen folgende hervorgehoben werden: Durch Jodjodkaliumlösung und Chlorzinkjodlösung nicht gelöst, nicht gefärbt, oder doch nur schwach gelbgrünlich; durch etwa 10 % Kalilösung augenblicklich gelöst, durch concentrirte Schwefelsäure gleichfalls schnell gelöst.

β. Oxalsaurer Kalk.

Bei verschiedenen frei lebenden, zu den *Monadineae azoosporeae* gehörenden Mycetozoen habe ich im Amoebenplasma sowohl, als im Plasma der Cystenzustände sehr stark lichtbrechende, krystallähnliche Körperchen beobachtet, deren Zahl mit dem Alter der Amoebe wächst. Sie werden von Alkalien nicht angegriffen, durch Säuren aber, wie mässig concentrirte Salzsäure oder Schwefelsäure allmählich und ohne Gasentwickelung gelöst, dürften also wohl aus oxalsaurem Kalk bestehen.

Ganz ähnliche Körperchen kommen übrigens auch im Plasma der Amoeben mancher Rhizopoden vor (z. B. von *Cochleopodium pellucidum* Hertwig und Lesser). Franz Eilhard Schulze[7] beschreibt sie als »stark lichtbrechende Körperchen von eckiger, an Krystalle erinnernder Form« und weist darauf hin, dass bereits Auerbach[8] im Körper von »*Amoeba bilimbosa*« ähnliche Gebilde gesehen[9].

γ. Farbstoffe.

In den Amoeben einiger Monadinen hat man Farbstoffe in gelöster Form nachgewiesen. So fand Cienkowski[10] einen ziegelrothen Farbstoff bei *Leptophrys vorax* (Cienkowski), den Vampyrellen, und Haeckel[11] einen orangegelben bei seiner *Protomyxa aurantiaca.* Dass diese Farbstoffe von dem veränderten Chlorophyllfarbstoff der Nähralgen herrühren, ist für die Vampyrellen und *Leptophrys* leicht nachzuweisen und nach HAECKEL auch für *Protomyxa* sehr wahrscheinlich.

---

[1] Näheres in meiner später folgenden Abhandlung über niedere Mycetozoen.

[2] Physiologische Studien, Heft II.

[3] Ann. and. Mag. of. Nat. Hist. 1856 vol XVIII.

[4] Der Organismus der Infusionsthiere, III.

[5] Die Chromatophoren der Algen, Bonn 1883. — Zur Kenntn. d. Chromat. (Jahrb. XV.)

[6] Organisation einiger Flagellaten-Gruppen, pag. 269 ff.

[7] Max Schultzes Archiv. Bd. 11, pag. 340.

[8] Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie, 1856. Bd. 7, pag. 274.

[9] Vielleicht bestehen die kleinen Krystalle, die Gruber (Ueber einige Kerntheilungen, Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38) für *Amoeba proteus* abbildete (Taf. XIX, Fig. 9), auch aus Kalkoxalat.

[10] Beiträge zur Kenntniss der Monaden. (Max Schultze's Archiv I.)

[11] Studien über Moneren.

B. Theilung.

Unter Voraussetzung gewisser Bedingungen vermehren sich die Amoeben, ähnlich den Zoosporen, durch Zweitheilung.

Für die niederen Mycetozoen wurde diese Thatsache zuerst constatirt von CIENKOWSKI 1) an *Nuclearia,* später von HÄCKEL 2) für *Protomonas Huxleyi* (nebst verschiedenen anderen, vielleicht auch in den Entwicklungsgang von Monadinen gehörigen Amoebenformen *(Protamoeba primitiva, Pr. agilis* und *P. Schultzeana),* von FRANZ EILH. SCHULZE 3) für *Amoeba polypodia,* die vielleicht auch den Monadinen zugehört, von FAYOD 4) für *Copromyxa protea,* von BRASS 5) für *Pseudosporidium Brassianum mihi* und von mir für *Leptophrys vorax* nachgewiesen worden. Mit Bezug hierauf lässt sich vermuthen, dass die Amoebentheilung bei allen Monadinen vorkommt.

Für die höheren Mycetozoen wurde die Theilungsfähigkeit der Amoeben für verschiedene Arten zuerst von DE BARY 6), dann von CIENKOWSKI 7), von BREFELD 8) (an *Dictyostelium mucoroïdes* und *Polysphondylium violaceum)* und von FAMINTZIN und WORONIN l. c. (an *Ceratium hydnoïdes* und *porioïdes)* gezeigt.

Der Process verläuft im Wesentlichen in derselben Weise, wie bei der Schwärmerform. Zunächst tritt eine Streckung des Plasmakörpers ein und darauf eine senkrecht zur Längsachse erfolgende Einschnürung, die schliesslich zur Trennung in etwa zwei gleichgrosse Hälften führt (Fig. 4, V, VII). Während dieser Vorgänge bleibt die Pseudopodienbildung entweder in der gewöhnlichen lebhaften Weise bestehen *(Leptophrys vorax)* oder die Plasmafortsätze werden eingezogen und der Körper zeigt somit nur schwache Metabolie *(Protamoeba primitiva* HÄCKEL, *Copromyxa protea* (FAYOD).

Wie BRASS für *Pseudosporidium Brassianum mihi* beobachtete und ich selbst bestätigen kann, theilt sich der Kern vor Beginn der Einschnürung des Amoebenkörpers in zwei Tochterkerne. 9) Neuerdings hat auch GRUBER 10) Theilung des Kernes

---

1) Beiträge zur Kenntniss der Monaden. MAX SCHULTZE's Archiv I, pag. 225, tab. XIV. Fig. 76.

2) Studien über Moneren.

3) Rhizopodenstudien (in MAX SCHULTZE's Archiv, Bd. XI. pag. 592. Taf. 36. Fig. 2).

4) Botanische Zeitung. 1883.

5) Biologische Studien, Heft I.

6) Mycetozoen.

7) Das Plasmodium, PRINGSH. Jahrb. III.

8) *Dictyostelium mucoroïdes* und Schimmelpilze, Heft VI.

9) BRASS schildert das genauere Verhalten des Kernes in folgender Weise: Nachdem sich der Kern eine Zeit lang, und zwar verhältnissmässig schnell, amoeboïd bewegt hat (Fig. 4, *IV a b c*), nimmt er definitive bisquitförmige Gestalt an (d e); es treten dann 1—2 Vacuolen in ihm auf, die dann wieder verschwinden; endlich sieht man in der Mitte der Bisquitfigur eine scheinbar feinkörnige, hellere Platte auftreten (f), die endlich, nachdem sie sich etwas in Richtung der Kernachse gestreckt, in der Mitte durchreisst. Die jungen Kerne zeigen nun auch etwas amoeboïde Bewegungen, wobei die Reste der Mittelplatte schwinden. Nach einiger Zeit rücken die Kerne aus einander (g). Die umgebende Plasmamasse schnürt sich nun auch der Lage der Kerne entsprechend ein (g).

10) Ueber Kerntheilungsvorgänge bei einigen Protozoen (Zeitschr. für wissensch. Zoologie, Bd. 38. pag. 388. Fig. 13—20 auf Tafel XIX).

bei einer wahrscheinlich zu den Monadinen gehörigen Amoebe beobachtet (F. 4, I—III). Bei der vielkernigen *Leptophrys vorax* geht etwa die Hälfte der Kerne in die eine, die andere Hälfte in die andere Tochteramoebe über.

An den Theilungsstadien von *Leptophrys vorax* (Fig. 4, VII) habe ich immer den Eindruck bekommen, als ob der Theilungsakt nicht der Ausdruck einer morphologischen und physiologischen Nothwendigkeit sei, sondern vielmehr eine zufällig gewaltsame Zerreissung vorliege, veranlasst dadurch, dass die beiden Enden des stark gestreckten Körpers sich energisch nach zwei verschiedenen Richtungen bewegen, bis ihr Zusammenhang nicht länger möglich ist. Die Theilhälften sind daher keineswegs immer, sondern nur zufällig einmal gleich, auch die Kernzahlen, wie es scheint, ungleich. Uebrigens fliesst auch, sobald die eine Hälfte einmal geringere Energie der vorwärts strebenden Bewegung entwickelt, das Plasma derselben ganz oder theilweis zur andern zurück und die Trennung unterbleibt, wenigstens für kürzere oder längere Zeit.

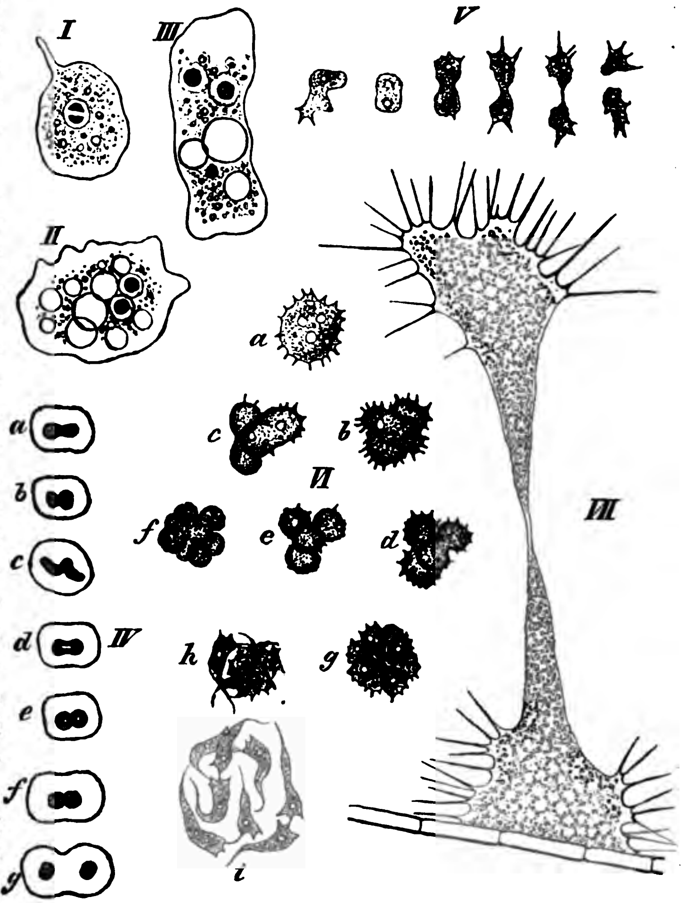


Fig. 4. (B. 450.)

Theilungsstadien von Amoeben und deren Kernen. I u. II. Kerntheilung bei durch Alkohol abgetödteten und mit Pikrocarmin gefärbten Individuen einer nicht näher bestimmbaren Amoebe (nach Gruber). Bei I ist der von hellem Plasmahofe umgebene Kern (von Gruber als Kernkörperchen gedeutet) bereits getheilt, aber die Tochterkerne noch dicht bei einander liegend, in Fig. II haben sich die Tochterkerne abgerundet und mit hellem Plasmahof umgeben. III 740fach. Eine ähnliche Amoebe lebend, mit 2 Tochterkernen (n. d. Nat.). Die Kreise sind Vacuolen. IV Theilungsvorgänge am Zellkern von *Pseudosporidium Brassianum* nach Brass. V Theilungsphasen einer Amoebe von *Polysphondylium violaceum* Bref. (nach Brefeld). VI 320fach. Eine Amoebe von *Ceratium hydnoïdes* (a), eben der Spore entschlüpft, mit den successiven Stadien wiederholter Zweitheilung (b—i). Sie führt zur Bildung von 8 Zoosporenform annehmenden Körperchen (i) (nach Famintzin und Woronin). VII 400fach. Amoebe von *Leptophrys vorax* (Cienk.) im letzten Stadium der Theilung: die eine Hälfte strebt energisch nach der einen, die andere nach der entgegengesetzten Seite; a Algenfaden, an dem sich die eine Hälfte angeschmiegt hat. Die scheinbaren Vacuolen in dem verbreiterten Theile des Plasmakörpers sind *Paramylum*-Körner (n. d. Nat.).

In Rücksicht auf die oft massenhafte Anhäufung der Amoeben liegt die Vermuthung nahe, dass sich die Zweitheilung durch mehrere, vielleicht viele Generationen hindurch wiederholen kann. Auf direktem Wege lässt sich dieser Nachweis bei den meisten Mycetozoen sehr schwer führen, aus Gründen, die bereits bei Besprechung der Schwärmertheilung hervorgehoben wurden. Allein es sind doch einige Mycetozoen bekannt, bei denen der direkte Nachweis unschwer erbracht werden kann, nämlich: *Ceratium hydnoïdes* und *porioïdes*. Wie Famintzin und Woronin in Wort und Bild darlegten, bleiben nämlich die Tochter-Amoeben erster Generation bei einander liegen, bilden durch Zweitheilung eine zweite und auf demselben Wege eine dritte Generation, so dass aus der ursprünglichen Amoebe 8 später schwärmfähig werdende Amoeben entstehen (Fig. 4, VI). Bei dieser successiven Theilung erfolgt zugleich eine continuirliche Grössenabnahme, ein Moment, das vielleicht in dieser Ausdehnung bei anderen Mycetozoen nicht wiederkehrt, weil die Amoeben vor jeder weiteren Theilung durch Nahrungsaufnahme Vergrösserung ihres Körpers erfahren.

Was die Bedingungen für die Zweitheilung der Amoebenzustände anlangt, so scheinen sie nach den Arten zu schwanken. Bei manchen Mycetozoen müssen die Amoeben erst eine gewisse Grösse erreicht, oder ein gewisses Quantum von Nährmaterial aufgespeichert haben. So sind z. B. nach Brefeld die sehr kleinen, jugendlichen Amoebenzustände von *Dictyostelium mucoroïdes*, wie sie eben der Spore entschlüpft sind, zur Theilung unfähig; wogegen die grossen Amoeben von *Ceratium* nach Famintzin und Woronin unmittelbar nach ihrer Geburt Theilungen eingehen. Auch bei *Leptophrys vorax* habe ich immer nur grosse, gut genährte Amoeben-Exemplare in Theilung beobachtet. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind auch äussere Agentien, wie Temperatur, Sauerstoffzutritt, Concentration des Mediums etc. von Einfluss auf die Zweitheilungs-Fähigkeit; doch fehlen hierüber noch besondere Beobachtungen und Experimente.[1])

C. Nahrungsaufnahme.

Vermöge ihrer Grösse und vermöge der Bildung von Pseudopodien sind die Amoeben, den Schwärmern gegenüber, nicht bloss zu reichlicherer Nahrungsaufnahme befähigt, sondern, auch zur Aufnahme grösserer, fester Körper.

Sie benutzen die Pseudopodien gewissermaassen als Fangarme, indem sie dieselben auf den aufzunehmenden Körper zutreiben und letztere mittelst derselben umfliessen. Ist der betreffende Körper möglichst allseitig umflossen, so contrahiren sich die Pseudopodien und der Fremdkörper gelangt so in den Plasmaleib hinein. Bei *Diplophysalis stagnalis* und *Nitellarum* spinnen sich die Pseudopodien oft in sehr lange, dünne Fäden aus, die von einem Chlorophyllkorn zum andern reichen und diese Nahrungstheile allmählich heranlootsen, bis sie in den Amoebenkörper eintauchen. Die Amoeben der parasitischen Monadinen, die sich des Inhalts der Wirthszellen bemächtigen, durchbohren erst deren Membran, indem sie mittelst eines dicken Pseudopodiums sich an dieselbe heransetzen und sie an einer engumschriebenen Stelle, wahrscheinlich durch Ausscheidung eines Ferments, auflösen, ein Process, der sich z. B. bei *Vampyrella Spirogyrae* in wenigen Sekunden vollziehen kann. Dann erst treiben sie von dem nunmehr ins Innere reichenden dicken Pseudopodium feinere und längere Pseudopodien, die Chlorophyll, Stärke, Zellkerne etc. heranholen. Das Heranziehen erfolgt bei manchen Arten, wie z. B.

---

[1]) In Bezug auf letzteren Punkt giebt übrigens Fayod an, dass der Theilungsprocess der Amoeben von *Copromyxa protea* sich nur in verdünnter, rein gebliebener Flüssigkeit (Mistdecoct) gut und reichlich abspielt.

bei Vampyrellen, mitunter schnell, mit einem einzigen Ruck, so dass oft der ganze Inhalt der Wirthszelle auf einmal in den Amoebenkörper hineingezogen wird, wie auch schon früher Cienkowski und neuerdings Klein beobachteten.

Dass durch reichliche Aufnahme fester, namentlich gefärbter Nahrung die Structur des Amoebenkörpers verdeckt und ein Studium derselben gänzlich unmöglich werden kann, ist selbstverständlich, und für die Vampyrellen die *Pseudospora*-Arten etc. nur zu wohl bekannt. Dieser Uebelstand lässt sich jedoch für gewisse Monadinen dadurch beseitigen, dass man die Amoeben zwingt, ihre Ingesta auszustossen, was mittelst besonderer Methode, die ich seit längerer Zeit anwende, mit Sicherheit gelingt.[1]) Gewisse Monadinen Amoeben stossen übrigens die unverdaulichen Nahrungsreste schon von selbst aus, ohne dass man zu künstlichen Mitteln seine Zuflucht zu nehmen braucht (*Gymnococcus Fockei* Zopf).

In Folge fortgesetzter Ernährung vergrössern sich die Amoeben im Laufe der Zeit ums Mehr- bis Vielfache, wie man namentlich für die Monadinen (z. B. *Diplophysalis stagnalis*, *Pseudospora parasitica* und andere Pseudosporen, *Gymnococcus Fockei*, Vampyrellen etc.) leicht constatiren, aber auch bei höheren Mycetozoen (z. B. *Dictyostelium mucoroïdes)* nachweisen kann. Dabei findet auch ein Wachsthum der Kerne statt, sowie meistens Vergrösserung und Vermehrung der Vacuolen.

D. Bewegungsart.

Die Locomotion der Amoeben wird bei der überwiegenden Mehrzahl der Mycetozoen ausschliesslich in der Weise bewirkt, dass das Hyaloplasma entweder nach einer Seite hin Pseudopodien entwickelt und auf der andern Seite solche einzieht, oder in der Weise, dass an einer Stelle die Hyaloplasmamasse einen mehr oder minder breiten, körnchenlosen Saum vorschiebt (Fig. 3 II). Bei grossen Amoeben, wie denen von *Leptophrys vorax* (Cienk.) findet man häufig beide Modi combinirt. Eine sehr eigenthümliche Locomotionsweise hat Fayod[2]) bei *Copromyxa protea* (Fay.) beobachtet. Dieselbe besteht in einem eigenthümlichen Vorschnellen der Amoeben ums Zwei- bis Vierfache ihrer Körperlänge unter plötzlicher, aber auch schnell wieder verschwindender Abrundung des Körpers. Er beobachtete diese sonderbare, an das Hüpfen von Chytridiaceen-Schwärmern erinnernde Erscheinung nur am Rande des Nährtropfens oder in Condensationströpfchen des Culturapparates.

E. Verbreitung der Amoebenform.

Unter den höheren Mycetozoen ist die Amoebenform überall vorhanden, und wenn der bezügliche Nachweis auch noch nicht für jede einzelne Gattung geführt worden ist, so giebt uns doch die sonstige Analogie in der Entwicklungsweise genügenden Anhalt für jene Annahme.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Monadinen. Hier giebt es ein paar Gattungen, die den *Monadineae zoosporeae* angehören, wo nach den bisherigen Untersuchungen ein Mangel der Amoebenform anzunehmen ist, und zwar sind dies die Gattungen *Colpodella* und *Mastigomyxa*.

F. Verhältniss der Amoebenform zur Zoosporenform.

Schwärmerstadium und Amoebenzustand stehen bei allen Schwärmer producirenden Mycetozoen in genetischen Beziehungen zu einander, und zwar in der

---

[1]) Man sehe: Verhalten gegen Sauerstoff.

[2]) Ein Beitrag zur Kenntniss niederer Myxomyceten. Bot. Zeit. 1883. pag. 171.

Regel in dem Sinne, dass die Amoebenbildung unmittelbar auf die Schwärmsporenbildung folgt, als Ausdruck einer vorschreitenden Entwicklung. Nur bei wenigen Arten wurde auch das umgekehrte Successionsverhältniss beobachtet und zwar für *Ceratium hydnoïdes* und *C. porioïdes* von Famintzin und Woronin, für *Pseudospora parasitica* von mir. Doch dürfte dasselbe auch bei anderen Mycetozoen vorkommen, wenn auch nur unter besonderen Ernährungsbedingungen. Für die genannten *Ceratium*-Arten liegen folgende Beobachtungen vor: Die Spore keimt zu einer Amoebe (Fig. 4, VIa) aus. Letztere theilt sich zunächst in 2 (b c), dann in 4 (d e) und endlich in 8 Zellen (f g), die, zunächst maulbeerartig zusammenliegend, sich später trennen und Geisseln erhalten (h i). So entstehen aus der ursprünglichen Amoebe 8 Schwärmer, welche sich nachträglich wieder zu Amoeben entwickeln. Bei *Pseudospora parasitica* werden die aus der Spore oder der Zoocyste hervorgegangenen Schwärmer zu Amoeben, diese können dann unter gewissen Nährverhältnissen wieder zur Schwärmerbildung zurückgehen (und zwar ohne vorherige Theilung) und an dem Schwärmstadium wieder in den Amoebenzustand eintreten. Bezeichnen wir das Amoebenstadium mit A, das Schwärmerstadium mit S, so ist die Aufeinanderfolge nach dem jetzigen Stande der Kenntnisse entweder S. A. oder A. S. A. oder S. A. S. A.

G. Vorkommen der Amoebenform bei andern Organismen.

Die Fähigkeit, Amoebenzustände zu erzeugen, kommt keineswegs den Mycetozoen allein zu. Wir finden vielmehr dieses Entwickelungsstadium sowohl bei einer bedeutenden Anzahl typischer Thiere, als bei einigen wenigen typischen Pflanzen. Unter jenen sind es die Rhizopoden und zwar die Untergruppen der Amoebiden, Monothalamien und Heliozoen; unter den letzteren gewisse einfach organisirte Pilze aus der Gruppe der Algenpilze (Phycomyceten), und zwar gehören dieselben der Familie der Chytridiaceen an. Einen ausgeprägt amoeboiden Zustand besitzen z. B. *Reesia amoeboïdes* Fisch[1]), *Olpidiopsis Saprolegniae* Fischer und Repräsentanten von *Woronina* und *Rozella*[2]). Nach eigenen Untersuchungen[3]) kommt ein amoebenartiger Zustand auch bei einer *Rhizidiee* und zwar bei *Amoebochytrium* vor, wo selbst die Kerne stark amoeboïden Charakter tragen.

3. Plasmodienstadium[4]).

Die vegetativen Zellen der Mycetozoen, soweit sie durch das Amoebenstadium repräsentirt werden, haben die eigenthümliche Tendenz, Coenobien zu bilden, welche nackte Plasmamassen darstellen und darum seit Cienkowski als Plasmodien bezeichnet werden. Sie können auf zwei verschiedenen Wegen entstehen: erstens durch blosse Aneinanderlagerung (Aggregation) der Amoeben und zweitens durch Concrescenz oder Fusion dieser Zustände, ein Prozess der sich des Näheren dadurch charakterisirt, dass Hyaloplasma mit Hyaloplasma verschmilzt, Körnchenplasma mit Körnchenplasma sich vereinigt, die Kerne aber getrennt bleiben. Plasmodien ersterer Art könnte man als Pseudoplasmodien oder Aggregatplasmodien, Plasmodien letzterer Art als echte Plasmodien oder Fusionsplasmodien bezeichnen. Bei der Bildung von Pseudoplasmodien bleibt augenscheinlich die Individualität der einzelnen vegetativen Zelle gewahrt, bei der Bildung der Fusionsplasmodien aber wird sie aufgehoben und das Plasmodium selbst auf die Stufe eines im gewissen Sinne individualisirten Körpers gehoben.

---

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Chytridiaceen. Erlangen 1884.

[2]) Fischer, Ueber die Stachelkugeln in den Saprolegniaschläuchen. Bot. Zeit. 1880 und Untersuchungen über die Parasiten der Saprolegnien. Pringsh. Jahrb. 1882. Bd. XII.

[3]) Zur Kenntniss der Phycomyceten. Nova Acta der Leopold. Akademie. Bd. 47.

[4]) Literatur. Hauptschriften: de Bary, Die Mycetozoen, pag. 35—54 und 86—92. — Cienkowski, Das Plasmodium (Pringsh. Jahrb. III, pag. 400 ff.). — Brefeld, Dictyostelium mucoroïdes, ein neuer Organismus aus der Verwandtschaft der Myxomyceten (Abhandl. der Senkenb. Gesellschaft, Bd. VII, 1869). — Klein, Vampyrella, ihre Entwickelung und systemat. Stellung (Bot. Centralblatt. Bd. XI, 1882). — Brefeld, Schimmelpilze, Heft VI: Polysphondylium violaceum — van Tieghem, Sur quelques Myxomycètes a plasmode agrégé. Soc. bot. de France 1880, pag. 317.

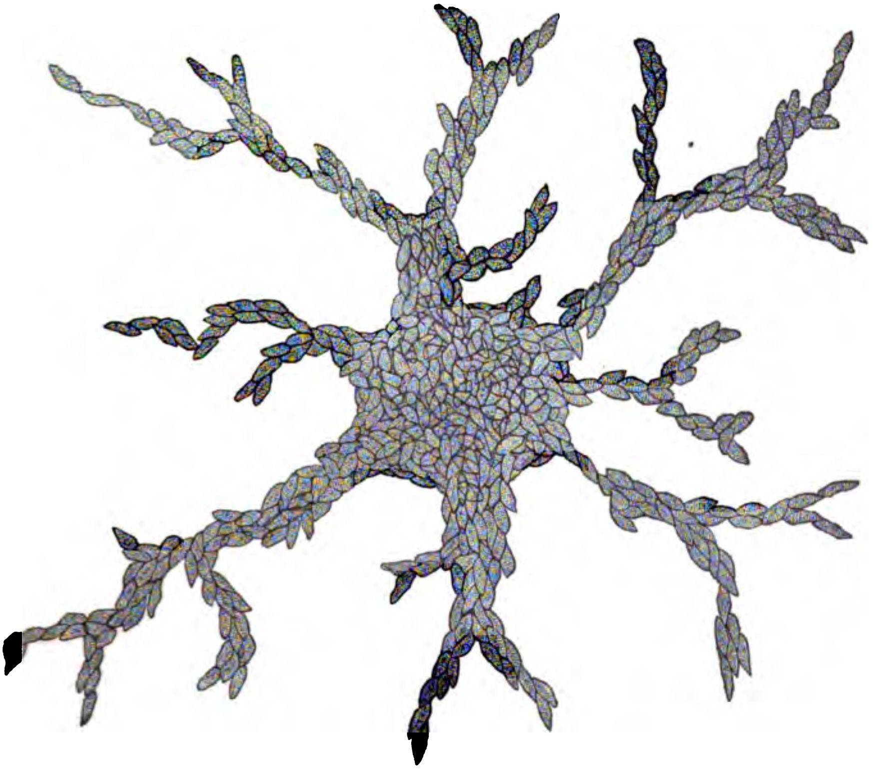


Fig. 5. (B. 451.)

540 : 1 *Pseudoplasmodium* von *Dictyostelium mucoroïdes* Bref. halb schematisirt, um die Zusammenlagerung der Amoeben deutlicher hervortreten zu lassen.

Der Aggregationsvorgang kann, wie Brefeld ganz richtig betont, nicht wohl als Sexualact aufgefasst werden. Aber selbst auch für die Fusion wird man einen sexuellen Vorgang nicht annehmen dürfen und zwar in Rücksicht auf den massgebenden Umstand, dass eine Verschmelzung der Kerne, wie sie sonst bei sexuellen Prozessen im Pflanzen- und Thierreiche stattfindet, hier bestimmt unterbleibt.

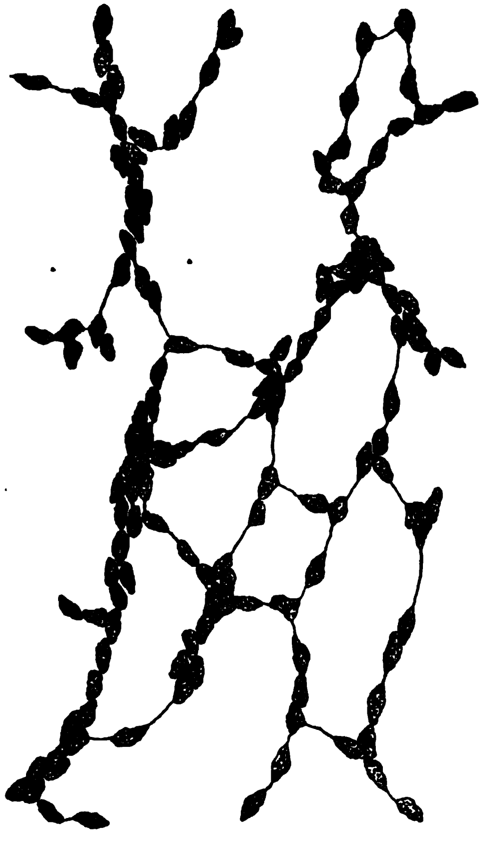
1. Das Pseudoplasmodium oder Aggregatplasmodium.[1]

Die Bildung von Pseudoplasmodien wurde bisher nur für die höheren Mycetozoen nachgewiesen und zwar für die Familien der Dictyosteliaceen *(Di-*

---

[1] Plasmode agrégé bei van Tieghem l. c.

ctyostelium mucoroïdes, Acrasis granulata, Polysphondylium violaceum) und Guttulineen, wo der Prozess nach BREFELD's, CIENKOWSKI's und VAN TIEGHEM's Untersuchungen folgendermassen vor sich geht: Eine Anzahl von Amoeben kriecht nach einem Punkte hin zusammen, durch Neben- und Uebereinanderlagerung ein kleines Häufchen formirend. Letzteres wird gewissermaassen zu einem Attractionscentrum für andere Amoeben der Cultur. Sie wandern demselben zu, mehr oder minder geschlossene, unregelmässige Stränge mit convergirender Richtung bildend (Fig. 5) und endlich zu einem grossen, unregelmässigen, sich mehr oder weniger abrundenden Haufen zusammenkriechend. In diesem lassen sich die einzelnen Amoeben meist erst nach Anwendung von Druck deutlich unterscheiden. Sie scheinen selbst durch ihre peripherischen Hyaloplasmaschichten nicht in Verbindung zu treten. Sehr charakteristisch für solche Aggregatplasmodien gegenüber den Fusionsplasmodien ist der transitorische Charakter dieser Bildungen, der sich darin ausspricht, dass der Amoebenhaufe nach seiner Bildung sofort zur Fructification vorschreitet, also eine vegetative, in Locomotion und Nahrungsaufnahme sich documentirende Selbstständigkeit nicht aufweist.



(B. 452.) Fig. 6.

700fach. Stück eines von einem wasserbewohnenden Mycetozoum stammenden Pseudoplasmodiums. Die aus ein- bis mehrreihig geordneten Amoeben bestehenden Stränge stellen infolge von Anastomosenbildung ein Netz dar.

Eine Art Pseudoplasmodienbildung habe ich neuerdings auch bei einem anderen Mycetozoum gesehen, das von Prof. ENGLER an schwimmenden Korken in einem Seeaquarium zu Kiel beobachtet wurde[1]). Wie man aus beistehender Figur 5 ersieht, sind die Amoeben theils durch feine längere oder kürzere Fäden von Hyaloplasma mit einander verbunden. Die Anordnung der Amoeben ist derartig, dass meist verzweigte und Anastomosen bildende Stränge entstehen. (Ueber die systematische Stellung des Objects lässt sich kein Urtheil fällen, da mir die Fructifikation unbekannt blieb[2])). In den Plasmodien desselben scheint gewissermaassen eine Uebergangsform gegeben zu sein vom Aggregatplasmodium zum Fusionsplasmodium, insofern, als das Hyaloplasma benachbarter Amoeben an einzelnen Punkten fusioniren und so feine Verbindungsfäden bilden kann.

---

[1]) Herr Prof. ENGLER hatte die Güte, mir ein schönes Plasmodium-Präparat desselben zur Verfügung zu stellen, das ich zu nebenstehender Abbildung benutzte.

[2]) Ein ähnliches Object hat übrigens CIENKOWSKI bereits beobachtet und in seiner Arbeit über das Plasmodium (PRINGSHEIM's Jahrbücher III) abgebildet.

2. Fusionsplasmodium.

A. Vorkommen.

Im Gegensatz zum Pseudoplasmodium erfreut sich das Fusionsplasmodium eines ziemlich weiten Verbreitungskreises. Es ist nämlich für fast alle Gattungen der höheren Mycetozoen bekannt geworden, namentlich durch FRIES', DE BARY's und Anderer Beobachtungen; ja selbst im Bereich der niederen Mycetozoen tritt es auf, wie CIENKOWSKI an *Protomonas amyli* und *Enteromyxa paludosa*, HAECKEL für *Protomyxa aurantiaca*, KLEIN und der Verfasser für Vampyrellen und *Leptophrys vorax* constatiren konnten. Ob es in der letztgenannten Gruppe ausschliesslich oder neben dem Aggregat-Plasmodium vorhanden, müssen weitere Untersuchungen lehren.

B. Entstehungsmodus.

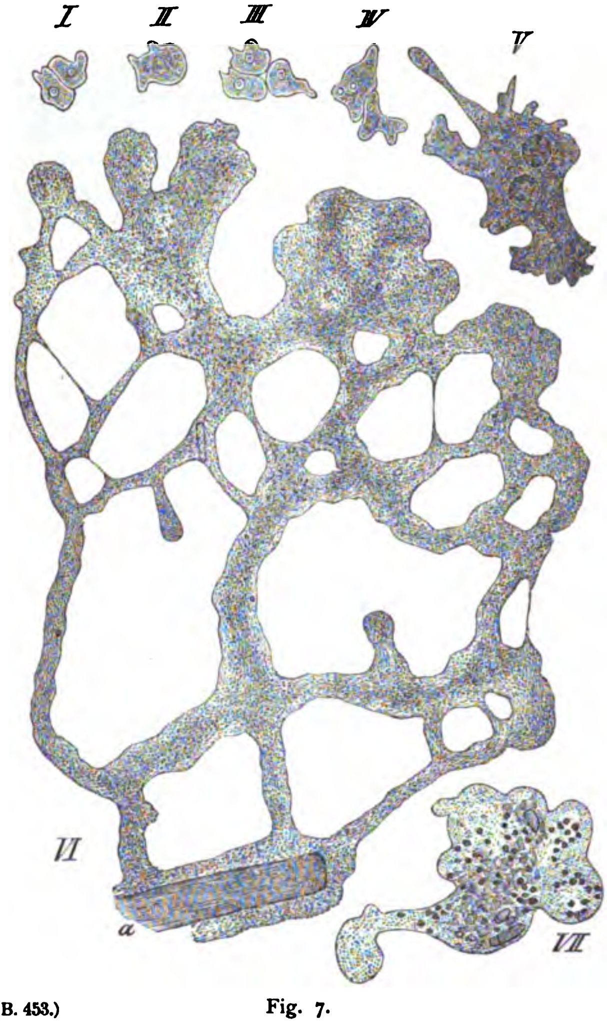
Die Art und Weise, wie die Fusionsplasmodien entstehen, ward zuerst durch die Untersuchungen CIENKOWSKI's genauer dargelegt und zwar sowohl für Eumycetozoen, als für eine Monadinee.

Was die ersteren betrifft, so ergaben die Beobachtungen an *Chondrioderma difforme* (PERS.) (= *Didymium Libertianum* DE BARY), *Physarum leucopus* (LINK) und *Perichaena corticalis* (BATSCH) (= *Licea pannorum* CIENK.) Folgendes:

Die nach reichlicher Aussaat reinen Sporenmaterials im Tropfen des Objectträgers ausgekeimten Schwärmer vermehren sich zunächst lebhaft durch Zweitheilung. Vom zweiten bis dritten Versuchstage an werden die Theilungen seltener und die Zoosporen gehen ins Amoebenstadium über. Die bisher im Wassertropfen zerstreuten Amoeben treten nun zu zwei, drei oder mehreren bis vielen in Gruppen zusammen (Fig. 7, I, III). Sie gleiten dicht an einander oder über einander her, oder bleiben längere Zeit bewegungslos in Berührung, entfernen sich nicht selten von einander, um bald abermals zusammenzutreten oder sich anderen Gruppen anzuschliessen. Nach langem erfolglosen Suchen gelingt es, zwei sich aneinanderlegende Amoeben (Fig. 7, I) in eine (Fig. 7, II) verschmelzen zu sehen. Im Laufe der Beobachtung stösst man vielfach auf Gruppen von 2 bis 3 Amoeben, die unter den Augen des Beobachters in einen Körper verschmelzen. Vor dem Zusammenfliessen konnte man an ihnen deutlich den Nucleus und die contractile Vacuole wahrnehmen, sobald aber die Vereinigung zu einem Körper erfolgt, war an dem letzteren der Nucleus nicht mehr deutlich, wohl aber waren Vacuolen zu sehen. Auf diese Weise entstehen nun grössere amoebenartige Körper, Myxamoeben (Fig. 7, V), welche sich durch grössere Dimensionen vor den Amoeben auszeichnen. Sie bewegen sich überdies wie Amoeben und wenn sie auf ihrer Wanderung mit letzteren oder mit anderen Verschmelzungsprodukten zusammenkommen, kleben sie an diese an und verschmelzen mit ihnen. In den Inhalt der Myxamoeben werden bald fremde Körper, wie Mycetozoen-Sporen, Stärkekörnchen, Pilzzellen, aufgenommen (Fig. 7, V) und in Vacuolen eingeschlossen. Ausserdem bemerkt man, dass in der Plasmamasse stellenweise schon das bekannte Fliessen der Körnchen sich einstellt.

Durch das Zusammenfliessen dieser Myxoamoeben, die sich selbst schon wie Plasmodien verhalten, entstehen schliesslich etwa am 4. bis 6. Tage ein oder mehrere grössere Plasmodien, welche nun nicht mehr den Habitus von Amoeben, sondern von baumartig verzweigten Körpern oder Netzen annehmen (Fig. 7, VI).

Aber auch für die **Monadinen** liess sich ächte Plasmodienbildung nachweisen. Bei *Protomonas amyli* wird die Fusion dadurch eingeleitet, dass zwei oder mehrere **Schwärmsporen** sich auf ein Stärkekorn niederlassen (Fig. 8, Ia). Sie gehen durch Verlust der Cilien in den **Amoebenzustand** über, und in diesem Zustande verschmelzen sie, auf der Oberfläche des Amylumkornes eine continuirliche Plasmaschicht bildend (Fig. 8, b, c), die Pseudopodien entwickeln kann.



(B. 453.) Fig. 7.

Plasmodienbildung von *Chondrioderma difforme* (Pers.) (= *Didymium Libertianum* de Bary und *Physarum album* Cienkowski) I—V 350fach, nach Cienkowski. I Zwei Amoeben sich aneinander legend. II Dieselben zu einem kleinen Plasmodium verschmolzen. III Gruppe von drei Amoeben. IV Zwei derselben bereits zu einem kleinen Plasmodium verschmolzen. V Ein wenig grösseres Plasmodium durch Verschmelzung mehrerer Amoeben entstanden (Myxamöbe). Es hat bereits Ingesta (zwei Mycetozoosporen) aufgenommen. VI. 80faches Stück eines sehr grossen, entwickelten Plasmodiums, aus der Verschmelzung einer grossen Summe von Amoeben entstanden, mit vielfacher Zweig- und Anastomosenbildung, einem Holzspänchen a ansitzend. VII 250fach. Ein künstlich abgetrenntes Plasmodiumfragment mit Picrinschwefelsäure fixirt und nach dem Auswaschen mit Haematoxylinalaun gefärbt, wodurch die zahlreichen Kerne als dunkle Kügelchen hervortreten. Ausserdem gewahrt man in dem Plasma noch gröbere und feinere Ingestatheile.

Bei *Bursulla crystallina* Sor., Vampyrellen endlich und bei *Leptophrys vorax* (Cienk.) erfolgt nach Sorokin's, Klein's und meinen eigenen Untersuchungen die Bildung ächter Plasmodien in der Weise, dass zunächst die aus Hyaloplasma bestehenden Pseudopodien zweier Amoeben sich berühren, verschmelzen und gewöhnlich eine Hyaloplasmabrücke bilden, bis endlich eine weitere Verschmelzung des Hyaloplasma's beider Amoeben vor sich geht. Das so entstandene Plasmodium kann in der Folge durch Fusion mit einer oder mehreren anderen Amoeben sich vergrössern. Mitunter treten auch gleich von vorn herein drei oder mehr Amoeben zusammen. Da die Amoeben der in Rede stehenden Monadinen, namentlich der *Leptophrys vorax*, relativ beträchtliche Dimensionen aufweisen, so lässt sich das erste Stadium der Verschmelzung der hyaloplasmatischen Theile leichter verfolgen, als bei den höheren Mycetozoen, wo die Amoeben relativ geringe Dimensionen besitzen.

Uebrigens findet in der Familie der Vampyrelleen die Verschmelzung sowohl zwischen Amoeben, die aus verschiedenen Cysten, als auch solchen, die aus derselben Cyste stammen, statt; oft fusioniren letztere schon während des Austritts (Fig. 8, III—VI), wie Klein für *Vampyrella variabilis* Klein und andere Arten zeigte, oder unmittelbar nach demselben, wie ich bei *Leptophrys vorax* (Cienk.) beobachtete. In dem Nachweis der Plasmodienbildung bei den Monadinen, wie wir ihn soeben kennen lernten, liegt eines der wichtigsten Momente der Verwandtschaft gegeben zwischen dieser Gruppe und den Eumycetozoen. Es erübrigt noch auf den interessanten, bereits von de Bary[1]) hervorgehobenen Umstand hinzuweisen, dass zwei oder mehrere entwickelte, selbst grosse Plasmodien, wenn sie auf ihren Wanderungen zufällig in Berührung kommen, verschmelzen können. Natürlich geschieht dies nur in dem Falle, wenn sie derselben Species zugehören. Plasmodien verschiedener Arten treten, nach Cienkowski's und de Bary's Experimenten, nie miteinander in Fusion. Das Gesagte bezieht sich sowohl auf höhere, wie auf niedere Mycetozoen.

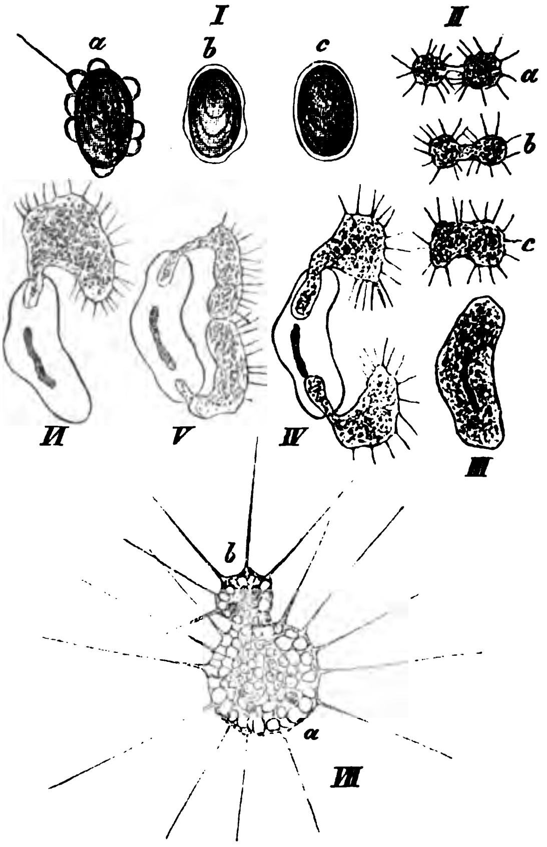


Fig. 8. (B. 454.)

Plasmodienbildung. I 350fach (nach Cienkowski). Plasmodienbildung bei *Protomonas amyli* (Cienk.); a Amoeben des Mycetozoums (eine noch im Zoosporenzustande, wie die Geissel zeigt), welche sich auf einem Stärkekorn der Kartoffel niedergelassen haben. b weiterer Zustand, in welchem die Amoeben die Form flacher Menisken angenommen haben und in Verschmelzung begriffen sind. c noch weiter entwickelter Zustand: es ist durch jenen Prozess ein Plasmodium entstanden, das das Stärkekorn als Hülle umkleidet. II 350fach. Fusion der Amoeben von *Vampyrella variabilis* Klein, Entwickelung nach den Buchstaben, c fertiges Plasmod (nach Klein). III—VI 250fach. *Vampyrella variabilis*. III Zoocyste vor dem Ausschlüpfen der Amoeben (der dunkle Körper sind Nahrungsreste). IV Dieselbe Zoocyste mit den beiden eben ausschlüpfenden Amoeben. V Diese Amoeben haben sich mit den Enden an einander geschmiegt, um zu fusioniren. VI Die Verschmelzung zu einem Plasmod hat sich vollzogen (nach Klein). VII Zwei Amoeben a und b von *Actinophrys Sol.* (einer zu den Rhizopoden gehörigen Art) in Fusion begriffen (nach Gruber).

Während bei den höheren Mycetozoen die Plasmodienbildung eine wesentliche Bedingung für das Zustandekommen der Fructification ist und daher unter normalen Verhältnissen nie ausbleibt, scheint sie bei den Monadinen eine mehr zufällige Erscheinung zu sein, die nur dann und wann eintritt und für die Cystenbildung keine nothwendige Voraussetzung bildet. Einen Anhalt hierfür giebt die von mir für *Leptophrys vorax* constatirte Thatsache, dass die Amoeben, die ich aus der Cyste hatte austreten sehen und continuirlich bis zu ihrer Encystirung erfolgte, keine Verschmelzung mit anderen Amoeben eingingen. Eben so wenig traten die Amoeben, die ich durch Theilung einer grösseren hervorgehen sah, und die gleichfalls einer continuirlichen Beobachtung unterworfen wurden, mit anderen zusammen und doch bildeten sie schliesslich Zoocysten.

---

[1]) l. c. p. 40.

Ferner ist es mir nie gelungen, an Amoeben derselben Vampyrellen-Art (z. B. *V. pendula)*, die ich oft in demselben Tropfen zu mehreren bis vielen beisammen hatte, oder an Amoeben von *Diplophysalis stagnalis*, die in einem grossen Nitellenschlauche in solcher Unmenge vorkommen, dass sie sich auf ihren Wanderungen häufig berühren, auch nur einen einzigen Verschmelzungsprozess zu beobachten, und auch andere Beobachter, wie Cienkowski (l. c.), Hertwig und Brass (l. c.) äussern sich, bezüglich der Vampyrellen wenigstens, in demselben Sinne.

Uebrigens können sich durch reichliche Nahrungsaufnahme die Amoeben bedeutend vergrössern, wie schon Häckel vermuthete und durch Fütterung isolirter Amoeben von *Protomyxa aurantiaca* direkt nachwies. Es ist hiernach wahrscheinlich, dass z. B. Vampyrellen-Amoeben dieselbe Grösse erreichen können, wie Produkte eventueller Verschmelzung, und so ein Aequivalent des Plasmodiums bilden, das auch äusserlich demselben ganz ähnlich ist und nur durch die Kernzahl sich unterscheiden dürfte. Während also bei den höheren Mycetozoen die Fähigkeit zur Plasmodienbildung bereits überall zur Constanz gelangt ist, finden wir sie bei den Monadinen noch als inconstante Eigenschaft, ja für die einfachsten Formen glaube ich annehmen zu dürfen, dass sie überhaupt noch nicht zur Plasmodienbildung befähigt sind.

C. Struktur.

a) Wesentliche Theile.

Wir können an dem Fusionsplasmodium unterscheiden 1. die Grundsubstanz, 2. das Körnchenplasma, 3. Kerne.

Die Grundsubstanz, die wie wir sahen, durch Verschmelzung des Hyaloplasmas der Amoeben entsteht, bildet natürlich, wie dieses, eine vollkommen homogene Masse, welche zugleich die Hauptmasse des Plasmodienkörpers darstellt. In ihr finden sich in mehr oder minder grosser Anzahl Vacuolen von verschiedener Grösse, die in der Regel nicht den Charakter von contractilen Vacuolen tragen.

Das Körnchenplasma wird repräsentirt von der Gesammtsumme der Plasmakörnchen, die in den zur Fusion gelangenden Amoeben vorhanden waren Diese Körnchen schmelzen also bei der Plasmodienbildung nicht etwa zusammen, gröbere Körner oder Tropfen bildend, sondern sie lagern sich nur neben einander. In Folge von Assimilation der vom Plasmodium aufgenommenen Nahrung erfährt selbstverständlich ihre Zahl mehr oder minder erhebliche Vergrösserung.

Nach Reinke's Annahme besteht die Plasmamasse der Plasmodien *(Aethalium septicum)* aus 2 Substanzen, einer abpressbaren Flüssigkeit, dem Enchylema und einer festeren Substanz, der Gerüstsubstanz. Letztere stellt, wie Reinke annimmt, die oberflächliche Hautschicht des Plasmaleibes dar und durchsetzt den letzteren nach allen Richtungen hin, wobei seine Balken netzartig anastomosiren. Dieses Gerüst ist überdies in allen seinen Theilen contractil und plastisch und in seinen Maschen mit Enchylema erfüllt, ähnlich wie die Maschen eines Badeschwamms mit Wasser.

Man hielt lange Zeit die echten Plasmodien für kernlos, weil man zwar nicht leugnete, dass ihre Componenten, die Amoeben, kernbegabt sind, aber doch annahm, dass bei der Fusion die Kerne derselben aufgelöst würden, bis SCHMITZ[1]) und STRASSBURGER[2]) für höhere Mycetozoen den Nachweis lieferten, dass sie zahlreiche Kerne besitzen, ein Factum, das man durch Anwendung der bekannten Färbungsmethoden leicht bestätigen kann (Fig. 7, VII). Die Kerne sind in der Regel ähnlich wie bei den Amoeben, umgeben von einem schmalen, kreisrunden Hyaloplasmahof, der dadurch zu Stande kommt, dass die Körnchen des Plasmas sich stets in einiger Entfernung vom Kern lagern. Manche Beobachter scheinen daher den hellen Hof mit zum Kern zu rechnen und den eigentlichen Kern als Kernkörperchen anzusehen. Dass beim Wachsthum der Plasmodien in Folge von Nahrungsaufnahme nachträglich die Zahl der Kerne in Folge von Zweitheilung eine Vermehrung erfährt, lässt sich mit ziemlicher Sicherheit annehmen.

Ich selbst habe auch für die Plasmodien niederer Mycetozoen den Kernnachweis führen können und zwar für *Leptophrys vorax*. Hier sind schon die Amoeben mehr- bis vielkernig, bei der Fusion muss also immer ein vielkerniges Produkt entstehen.

Die früher lebhaft discutirte Frage, ob die Fusionsplasmodien mit Membran begabt seien — oder nicht, ist durch CIENKOWSKI's Untersuchungen[3]) längst in letzterem Sinne erledigt.

b) Accessorische Inhaltsbestandtheile.

α. Kohlensaurer Kalk.

Im Plasma der Fusionsplasmodien gewisser höherer Mycetozoen kommen, wie bereits DE BARY[4]) anführt, körnerartige Einschlüsse von stark lichtbrechender Beschaffenheit vor, die aus kohlensaurem Kalk bestehen. Von ihrer Gegenwart kann man sich leicht überzeugen bei Physareen (z. B. *Aethalium septicum [Fuligo varians]*) und bei Didymiaceen (z. B. *Chondrioderma difforme*) etc. Frei von dergleichen Einschlüssen aber sind die Plasmodien der Trichiaceen, Arcyriaceen (*Arcyria, Lycogala*), Stemoniteen und Cribrarieen. Während der Wanderung kann der kohlensaure Kalk zum Theil ausgeschieden werden in Form von Körnern oder Krystallen, wie ich z. B. an manchen Didymien beobachtete.

Im Plasmodienkörper niederer Mycetozoen scheint kohlensaurer Kalk in krystallinischer Form nicht beobachtet zu sein.

Kalkoxalat, das, wie früher erwähnt, in Amoeben gewisser Monadinen vorhanden ist, ward bisher weder für Monadinen noch für Eumycetozoen in Plasmodien nachgewiesen.

β. Paramylum.

Die durch Verschmelzung von *Paramylum*-führenden Amoeben entstehenden Fusionsplasmodien von *Leptophrys vorax* (CIENK.) sind natürlich gleichfalls paramylumreich.

---

[1]) Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde. Bonn 1879.

[2]) STRASSBURGER, Zellbildung und Zelltheilung. III. Aufl., pag. 79.

[3]) Das Plasmodium. PRINGSHEIM's Jahrbücher III, pag. 413.

[4]) Mycetozoen. pag. 53.

γ. Farbstoffe.

In den Plasmodien einer grossen Anzahl von höheren und niederen Mycetozoen kommen eigenthümliche Pigmente vor, wie es den Anschein hat, immer in gelöster Form, entweder in Form von feinen Tröpfchen oder (bei kalkführenden Individuen) als Ueberzug der Kalkkörner. (Näheres über Vorkommen und Natur dieser Pigmente im physiologischen Theile).

D. Form und Grösse.

Während die Fusionsplasmodien, wie bereits erwähnt, im Jugendzustande das Ansehen von grossen Amoeben (Myxamoebenphase) tragen (Fig. 7, V), nehmen sie im Alter meist die Form vielfach verzweigter, gewöhnlich strauchartig oder netzartig configurirter Körper an (Fig. 7, VI). Das ist wenigstens bei der Mehrzahl der höheren Mycetozoen der Fall, bei den Monadinen aber bleiben sie mit wenigen Ausnahmen *(Protomyxa aurantiaca)* auf der Formstufe der Myxamoebe stehen. Nach der Randregion zu, die bei der Bewegung dem Vorderende entspricht, werden die Verzweigungen des Plasmods gewöhnlich zahlreicher und kürzer, ihre Form breiter, flächenartig und die Anastomosenbildung reicher (so bei Didymien, *Aethalium (Fuligo varians)*, *Physarum*-Arten, *Leocarpus*, *Diachea* etc.). In dem Masse, als das Plasmod vorwärts kriecht, werden an den Bewegungskanten neue Plasmafortsätze getrieben und dafür weiter hinten liegende Aeste und Anastomosen eingezogen. Einen wesentlich anderen Habitus zeigen die Fusionsplasmodien von *Lycogala epidendrum*. Hier stellen sie nach de Bary unregelmässig cylindrische, oft eingeschnürte und varicös angeschwollene, meist stumpf endigende Körper dar, die unverzweigt oder mit nur kurzen, oft zu engen Netzmaschen verbundenen Zweigen versehen sind.

Was die Dimensionen der Fusionsplasmodien betrifft, so sind diese nach Gruppen, Arten und Individuen sehr variabel. Diejenigen der niederen Mycetozoen erscheinen im Allgemeinen von mikroskopischer Kleinheit; doch besitzen *Leptophrys vorax* (Cifnk.), *Enteromyxa paludosa* Cienk. und *Protomyxa aurantiaca* Haeckl. schon mit blossem Auge wahrnehmbare Plasmodien, wenn dieselben auch immerhin nur als Punkte erscheinen. In der Gruppe der höheren Mycetozoen erlangen die Plasmodien grössere Dimensionen. Bei *Chondrioderma difforme* (Pers.), *Physarum virecens*, *Diachea elegans* und *Leocarpus vernicosus* bedecken sie das Substrat häufig auf mehrere Quadratcentim. oder werden selbst bis handbreit und darüber. Doch kommen unter weniger günstigen Verhältnissen bei eben diesen Arten auch sehr winzige, makroskopisch kaum wahrnehmbare Plasmodien vor. Die grössten Plasmodien sind wohl stets das Fusionsprodukt vieler kleineren.

E. Bewegungsfähigkeit.

Den Plasmodien wohnt die schon den alten Botanikern bekannte Fähigkeit inne, Ortsveränderungen auszuführen. Sie ist in der Contractilität des Hyaloplasmas begründet. Dieses allein bewegt sich activ, das Körnchenplasma wird nur passiv mitgeführt. Zwar scheint es mitunter, als ob das Körnchenplasma in entgegengesetzter Richtung fliesse, allein in Wirklichkeit ist diese Richtung inducirt von der Vorwärtsbewegung des Hyaloplasmas an einer entfernten Stelle des Körpers, die man in dem Augenblicke nicht beachtet, oder die nicht im Gesichtsfelde liegt.

(Ueber die Agentien, welche die Plasmodienbewegung beeinflussen oder bedingen, siehe den physiol. Theil.)

F. Theilungsfähigkeit und Theilbarkeit.

Dass Plasmodien fähig sind, sich zu theilen, kann man leicht für die Eumycetozoen durch direkte Beobachtungen feststellen, die an Didymien und *Chondrioderma difforme* gemacht werden. Doch tragen solche Theilungen mehr den Charakter von mechanischer Zerreissung, einzig und allein hervorgerufen durch den Umstand, dass zwei oder mehrere Zweigsysteme energisch nach verschiedenen Richtungen hin kriechen.

In besonders auffälliger Weise tritt diese Erscheinung auf, wenn die Plasmodien sich zur Fructification anschicken, wie man z. B. bei den Physaren, Didymien, Chondriodermen, *Leocarpus*, *Diachea*, Stemoniteen, Cribrarieen, Trichiaceen, Arcyrien, Perichaenen etc. leicht constatiren kann. Auch bei niederen Mycetozoen kommt sie vor, wie Klein[1] für *Leptophrys vorax* (Cienk.) *(Vampyrella vorax)* zeigte.

Höchst bemerkenswerth erscheint ferner die Thatsache der künstlichen Theilbarkeit der Plasmodien, wie sie für die höheren Mycetozoen ja längst bekannt ist und von Haeckel auch für *Protomyxa aurantiaca* und *Myxastrum radians* in Anwendung gebracht wurde. Die Theilstücke bleiben vollkommen lebensfähig, auch wenn man die Fragmentation ziemlich weit treibt: jedes Theilstück verhält sich des Weiteren wie ein Plasmod, kriecht umher, nimmt Nahrung auf etc.

Hierin liegt, wie mir scheint, ein bestimmter Hinweis, dass das Plasmod morphologisch kein einheitlicher Körper, ein Individuum, eine Zelle ist, sondern vielmehr eine Colonie von Individuen, von Zellen.

G. Nahrungsaufnahme und Abscheidung.

Bei ihren Wanderungen nehmen die Fusionsplasmodien, wie die Zoosporen und Amoeben, feste Nahrungstheile in ihren Körper auf. Dieser Vorgang findet in der Weise statt, dass die hyaloplasmatische Grundsubstanz, in Form von Pseudopodien oder Lappen vorgetrieben, die betreffenden Körper umfliesst. Man sieht später die kleineren Ingesta meistens in Vacuolen eingeschlossen. Im Inneren von Pflanzenkörpern lebende Plasmodien *(Plasmodiophora Brassicae* Woron., holzbewohnende Arten der Eumycetozoen) durchbohren die Zellmembranen, um sich ihre Nahrung zu verschaffen.

Die unverdaulichen Reste der Ingesta kommen früher oder später zur Abscheidung. Man kann dies, wenigstens für höhere Mycetozoen, leicht constatiren, z. B. für *Chondrioderma difforme* (Pers.). Hier hinterlassen die Plasmodienstränge auf dem Substrate zu beiden Seiten des Weges gewöhnlich einen schmutzig braunen Saum, der, aus Resten von Pilzsporen und sonstigen Pflanzentheilchen nebst Kalk bestehend, die Contouren des Plasmodiums in seiner ganzen Ausdehnung ganz exact fixirt.

Dagegen werden z. B. bei *Leptophrys vorax* (Cienk.) und bei Vampyrellen die Ingesta im Plasmakörper zurückgehalten, und selbst nicht zur Zeit der Fructification ausgestossen.

H. Dauer des Zustandes.

Im Gegensatz zu den Aggregatplasmodien, die unmittelbar nach oder selbst noch vor ihrer definitiven Ausbildung zur Fructification übergehen, also nur eine kurze Lebensdauer besitzen, können die Fusionsplasmodien längere Zeit eine selbständige Existenz führen, die sich, bei den grösseren Formen, auf mehr bis viele Tage erstreckt, vorausgesetzt, dass die Atmosphäre hinreichend Feucht keit besitzt und auch sonst die äusseren Bedingungen günstig gestaltet si Bei Trockenheit wird die Lebensdauer beträchtlich abgekürzt. Dergleichen Bec achtungen kann man z. B. an den Plasmodien von *Chondrioderma difforme* (Per machen, die man in bedeckten Glasgefässen kultivirt.

---

[1] *Vampyrella*, ihre Entwicklung und systematische Stellung. pag. 10.

I. Vorkommen von Plasmodien bei anderen Organismen.

Die wichtige Frage, ob auch anderen niederen Organismen die Fähigke der Plasmodienbildung zukommt, ist gegenwärtig als gelöst zu erachten und zw im positiven Sinne, zunächst für typische Thiere und zwar für d Sonnenthiere (Heliozoen). A. Gruber[1]) erbrachte nämlich den bestimmte Nachweis, dass Amoebenzustände von *Actinophrys sol.* unter gewissen Ve hältnissen mit einander vollständige Verschmelzung eingehen und s den Fusionsplasmodien analoge Körper bilden können. Im Einzelne charakterisirt sich dieser interessante, an die Vampyrellen erinnernde Vorga dadurch, dass zunächst die Pseudopodien bei der Berührung verschmelzen, ein Plasmabrücke zwischen den beiden Individuen bildend, und dass bald darau ein völliges Zusammenfliessen der Plasmakörper selbst erfolgt, wobei eigenthüm licher Weise auch die beiden Kerne sich vereinigen, einen einzigen Ker bildend. Zu dem Fusionsprodukt kann später noch eine 3. oder 4. Amoebe hin zutreten. (Nach Gruber sollen bei *Actinophrys sol.* ausnahmsweise auch völlig kernlose Individuen vorkommen, die entweder mit kernbegabten verschmelzen oder unter sich fusioniren, sodass ein kernloses Plasmodium entsteht.)

Aber auch für andere Rhizopoden ist der Nachweis plasmodienartiger Zustände geliefert, so von Seiten Haeckel's[2]), der für sein *Myxodictyon sociale* die Thatsache constatirte, dass die Amoebenzustände verschmelzen. Doch ist diese Verschmelzung nur eine partielle, insofern nur die Pseudopodien fusioniren, während die Körper getrennt bleiben. Eine solche Bildung würde also dem *Aggregatplasmodium* entsprechen. Hieran schliesst sich Hertwig's[3]) *Mikrogromia socialis*, wo die Pseudopodien der Amoeben gleichfalls partiell verschmelzen, die Plasmakörper aber getrennt bleiben und dabei beschalt sind.

In der Bildung plasmodienartiger Entwickelungszustände liegt offenbar ein wichtiges, wenn auch bisher noch nicht genügend betontes Moment der Verwandtschaft zwischen Rhizopoden einer- und Mycetozoen andererseits.

Der Annahme, dass auch gewisse typische Pflanzen (es handelt sich hierbei um Chytridiaceen-artige Phycomyceten) Fusionsplasmodien bilden dürften, fehlen noch die genügenden thatsächlichen Unterlagen. Doch sprechen, wie mir scheint, die Beobachtungen Fischer's[4]) an *Olpidiopsis Saprolegniae* eher für als gegen dieselbe.

II. Die fructificativen Zustände.

Sobald die vegetativen Zustände (Schwärmer, Amoeben, Plasmodien) hinreichende Grösse und Ausbildung erlangt haben, und ihre Existenz aus inneren wie äusseren Gründen nicht mehr möglich erscheint, gehen sie in den fructificativen Zustand über. Derselbe tritt entweder auf in Form von Cystenbildung oder in Form von Conidienbildung oder endlich in Form von frei d. h. nicht innerhalb eines geschlossenen Behälters und nicht an der Spitze von Basidien gebildeten Fortpflanzungszellen.

---

[1]) Untersuchungen über einige Protozoen. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie. Bd. 38, 1883, pag. 62: Ueber Verschmelzungsvorgänge bei *Actinophrys sol.* mit Tafel IV.

[2]) Studien über Moneren, pag. 38, Taf. II, Fig. 31—33.

[3]) Ueber *Mikrogromia socialis* (Max Schultze's Archiv. f. mikr. Anat. Bd. X, Supplement 1874. Vergl. Fig 1—3 auf Taf. I.)

[4]) Untersuchungen über die Parasiten der Saprolegnieen. Pringsh. Jahrb. 1882, Bd. XII.

I. Cystenbildung.

Der Uebergang aus dem vegetativen Zustand in die Cystenform charakterisirt sich überall dadurch, dass erstens die Bewegungsorgane (Cilien, Pseudopodien) eingezogen werden, zweitens der Plasmakörper sich allmählich abrundet, drittens der Plasmakörper an seiner Oberfläche eine Membran (Cystenmembran) abscheidet und viertens eine Differenzirung des Plasmas in Fortpflanzungszellen erfolgt. Die letzteren werden mithin auf endogenem Wege gebildet.

Dem Eintritt der Cystenbildung geht bei den höheren und bei vielen niederen Mycetozoen[1]) stets voraus eine Abscheidung sämmtlicher Ingesta. Jene endogen entstandenen Fortpflanzungszellen treten unter zwiefacher Gestalt auf, einmal als bewegliche (Schwärmer oder Amoeben) und andererseits als ruhende (Sporen).

Wir haben demnach zu unterscheiden zwischen Cysten mit beweglichen und Cysten mit ruhenden Fortpflanzungszellen. Da sowohl für jene, als für diese kurze Ausdrücke fehlen, so möchte ich für die erstere Form den Ausdruck »Zoocysten« für die letztere die Bezeichnung »Sporocysten« vorschlagen[2])

A. Zoocysten.

Diese Fructificationsform fehlt im Entwickelungsgange der grossen Gruppe der Eumycetozoen gänzlich. Dafür bildet sie im Entwickelungscyklus der Monadinen ein wichtiges Glied, das nur bei denjenigen Genera vermisst wird, welche den Uebergang von den Monadinen zu den Eumycetozoen vermitteln (*Plasmodiophora, Enteromyxa* und *Myxastrum*) oder sehr vereinfachte Organisation zeigen (*Mastigomyxa, Vampyrellidium*). Zwei wichtige Formen sind es, unter denen diese Fructification auftritt: die zoosporenbildenden Zoocysten (*Zoocystae zoosporiparae*) und die amoebenerzeugenden (*Zoocystae amoebiparae*). Jene bilden ein Characteristicum der *Monadinae zoosporeae*, diese ein wesentliches Merkmal der meisten *Monadinae azoosporeae.*

---

[1]) *Vampyrellidium vagans* Z., *Endyomena polymorpha* Z., *Enteromyxa paludosa* CIENK., *Gymnococcus perniciosus* Z., *G. Fockei* Z., *Protomyxa aurantiaca* HAECK., *Myxastrum radians* HAECK.

[2]) Den von CIENKOWSKI eingeführten, seiner Zeit ganz passenden Namen: Zellzustand für die Zoocystenform kann man selbstverständlich heutzutage nicht mehr in Anwendung bringen, denn auch die sporenbildenden Cysten z. B. sind Zellzustände. Aber auch die Nichtanwendung des DE BARY'schen Ausdrucks »Sporangium« bedarf der Rechtfertigung: Einmal bin ich der Ansicht, dass die Mycetozoen den niederen Thieren verwandtschaftlich näher stehen als den Pflanzen, und da für jene sowie für die Monadinen der Ausdruck Cyste bisher allgemein angewandt wurde, so glaubte ich berechtigt zu sein, diese alte Bezeichnung beibehalten zu dürfen. Aber von diesem Prioritätsgrunde abgesehen, muss man andererseits bedenken, dass der Anwendung des Ausdrucks »Sporangium« in sofern Bedenken entgegen stehen, als die Cysten der Mycetozoen einen ganz anderen Entwickelungsgang durchmachen, als die Sporangien der Pilze. Um mich aber in der Form wenigstens, den bisher in der Botanik üblichen Ausdrücken möglichst anzuschliessen, habe ich obige Ausdrücke (Zoocyste und Sporocyste) den Bezeichnungen Zoosporangium und Sporangium möglichst conform zu machen gesucht, sodass sie wohl selbst ohne Erklärung sofort verständlich sein dürften. Uebrigens hat DE BARY in der ersten Auflage der Mycetozoen den Ausdruck Sporencyste schon in Anwendung gebracht.

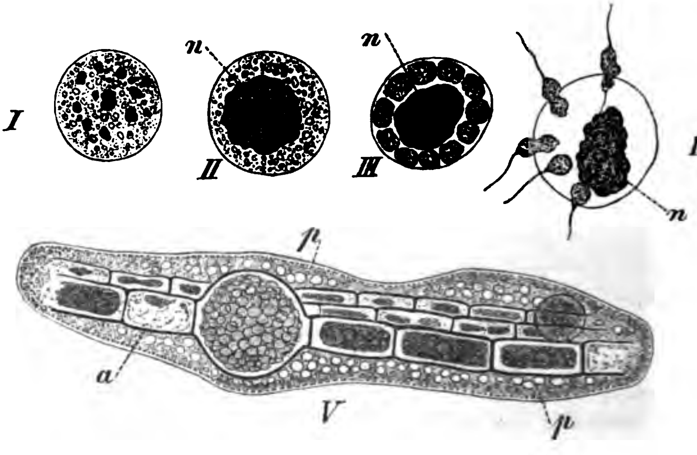
1. Zoosporen bildende Zoocysten (*Zoocystae zoosporiparae*).

Sie entstehen entweder aus Amoeben oder aus Plasmodien oder aber aus beiderlei Entwickelungsstadien. Der erste Fall kommt nach Cienkowski's und eigenen Untersuchungen vor bei *Diplophysalis-*, *Protomonas-*, *Pseudopora-* und *Gymnococcus*-Arten, der zweite und dritte ward von Cienkowski und Haeckel für *Protomonas amyli* und *Protomyxa aurantiaca* festgestellt. Aber auch direkt vom Schwärmer kann die Bildung zoosporenerzeugender Cysten ausgehen, wofür nach Cienkowski *Colpodella pugnax* ein bisher noch isolirt stehendes Beispiel liefert. Die aufgenommenen Nahrungstheile werden entweder innerhalb der Cyste erst noch gehörig verdaut, oder aber schon vor Beginn ihrer Bildung ausgestossen.

a) Struktur.

Man unterscheidet an der Zoocyste Membran und Inhalt.

Was zunächst die Membran betrifft, so entsteht sie durch Erstarrung von peripherischen Schichten des Hyaloplasmas. Sie erscheint meistens zart und farblos, selten bei *Protomyxa aurantiaca* bisweilen auch bei *Protomonas amyli* allseitig verdickt. Die letzterwähnte Art hat nicht selten gelbbräunliche Färbung ihrer Cysten aufzuweisen, die von Eisenoxydhydrat herzurühren scheint. Localisirte Verdickungen kommen, soweit bekannt, nicht vor.



(B. 455.) Fig. 9.

I — IV *Pseudospora parasitica.* Entwickelung des Zoocysteninhalts zu Schwärmern. 900fach. I Junge Cyste. Die Reste von verdautem Chlorophyll in gelbbraunen noch isolirten Körnern in dem Plasma verstreut. II Nächster Zussand. Die Körner sind aus dem Plasma abgeschieden und zu einem Klumpen n zusammengeballt. III Zoocyste im optischen Durchschnitt. Der Wandbelag von Plasma hat sich in eine Anzahl Schwärmer zerklüftet. IV Einige Schwärmer sind im Ausschlüpfen begriffen, andere haben schon das Weite gesucht. V 400fach. Amoebenbildende Zoocyste von *Leptophrys vorax* Cienk. Ihr Inhalt umschliesst Stücke halbverdauter Algen (a). Die grösseren rundlichen Körner (p) im plasmatischen Wandbelage sind Paramylumkörner.

Der Inhalt besteht aus der hyaloplasmatischen Grundmasse, der Plasmakörnchen eingestreut sind. Bei den Arten, welche, wie *Diplophysalis stagnalis* L., *D. nitellarum* Cienk., *Pseudopora parasitica* und andere Pseudosporen, die ingesta mit in die Cyste aufnehmen, ist er durchsetzt mit verfärbtem Chlorophyll, Stärke u. dergl. Sobald aber die Fructification beginnt, werden diese Ingesten zusammengeballt und im Centrum oder seitlich abgelagert, letzteres in dem Falle, wenn das Plasma sich nach der einen Seite der Cyste zusammenzieht. Bei den *Pseudospora*-artigen Monadinen ist in dem Cystenplasma anfangs nur ein grösserer Kern vorhanden, später treten mehrere bis viele kleine Kerne auf, die wahrscheinlich durch Zweitheilung aus jenem hervorgehen. Um diese letzteren sammeln sich die Plasmatheilchen zur Bildung von Schwärmern an (Fig. 9, III). Die Anzahl der letzteren schwankt nach Gattungen, Arten und Individuen. Die Schwärmercysten von *Diplophysalis stagnalis* z. B. erzeugen je nach ihrer Grösse 3 bis 50 Schwärmer, die von *Gymnococcus Fockei* Z. nur einige wenige.

b) Gestalt — Grösse.

Im Allgemeinen herrschen reguläre Formen vor und zwar Kugel-, Ei- oder Ellipsoidform, vorausgesetzt, dass die Individuen sich frei entwickeln können und die Ingesta nicht zu unregelmässig oder zu zahlreich auftreten. Wo die Raumverhältnisse der Wirthszellen beschränkt sind, accommodiren sich die Cysten an dieselben. Das ist z. B. der Fall bei *Pseudospora infestans* Z., die in weitlumigen Oedogonien- und Spirogyrenzellen kugelige oder ellipsoidische, in englumigen dagegen oft ziemlich gestreckt cylindrische Schwärmercysten formirt, sodass man auf den ersten Blick glaubt, eine ganz andere Art vor sich zu haben. Das ist ferner der Fall bei *Pseudospora aculeata* Z., deren relativ grosse Cysten sich den Quer- und Seitenwänden der betreffenden Oedogoniumzelle häufig ganz dicht anschmiegen und so theilweise deren Form nachahmen. Durch besonders auffällige Variabilität der Form zeichnet sich *Protomonas amyli* aus, allerdings wohl nur unter besonderen Verhältnissen. Hier findet man, worauf schon Cienkowski hinweist, Kugel-, Ei-, Birn-, Flaschen-, Bisquit-, Schlauch-, Keulen- und andere z. Th. ganz unregelmässige Formen.

Selbstverständlich treten auch bezüglich der Dimensionen schwärmerbildender Cysten vielfache Schwankungen auf, nach den Arten sowohl, als nach den Individuen. Eine kleine Amoebe oder ein kleines Plasmod werden kleinere Cysten bilden, als eine grössere Amoebe und ein grösseres Plasmod. Allein das Volumen der Cyste hängt nicht bloss von dem Volumen der Plasmamasse ab, sondern namentlich auch von der Grösse und Menge der Ingesta.

Die grössten schwärmerbildenden Cysten möchten bei *Protomyxa aurantiaca* Haeck. zu finden sein, wo sie einen Durchmesser von 0,15 Millim. erreichen können und dann schon dem blossen Auge als feinste Pünktchen wahrnehmbar sind. Unter den übrigen Monadinen herrschen erheblich geringere Grössenverhältnisse.

c) Entleerungsmodus.

Der Austritt der Zoosporen erfolgt gewöhnlich nicht an besonders vorgebildeten Stellen, sondern jeder Schwärmer bohrt sich durch die Cystenhaut an beliebiger Stelle eine feine Oeffnung, durch die er sich, mit einer Cilie voran, durchzwängt (*Diplophysalis*, *Pseudospora*, *Gymnococcus*) (Fig. 9, IV.). Es entstehen daher gewöhnlich soviel Oeffnungen, als Schwärmer vorhanden sind. In erheblich anderer Weise werden nach Cienkowski die Zoosporen von *Colpodella* in Freiheit gesetzt. Die Cystenhaut vergallertet nämlich an einer Stelle, und hier drängen sich die Zoosporen zum Häufchen vereinigt heraus. Das Häufchen ist mit einer zarten Haut umgeben, in der die Schwärmer sich noch kurze Zeit umhertummeln. Bald aber löst sie sich in Wasser auf, und nun zerstreuen sich die Schwärmer nach allen Richtungen.

2. Amoebenbildende Zoocysten (*Zoocystae amoebiparae*).

Sie gehen niemals direct aus dem Zoosporenzustande hervor, sondern entweder aus Amoeben (*Vampyrellidium*) oder aus Plasmodien (*Vampyrella, Leptophrys*) oder aus beiderlei Zuständen (*Vampyrella, Leptophrys*). Unter den zoosporenbildenden Monadinen wird diese Fruchtform vermisst; ebenso fehlt sie sämmtlichen höheren Mycetozoen.

a) Gestalt.

Manche freilebenden Monadinen weisen bezüglich der amoebiparen Cysten kugelige oder ellipsoïdische Formen auf (*Haplococcus reticulatus* Z., *Vampyrella Spirogyrae* Cienk.) (Fig. 10, I—IV); manche besitzen gestielte Cysten (*Vampyrella pendula* Cienk. (Fig. 10, V), *V. pedata* Klein, *Bursulla crystallina* Sor.); gestreckte, oft regelmässig cylindrische Form findet sich bei *Endyomena polymorpha* Z. (Fig. 10, IX—XIII). Mit einigen Ausnahmen (*Haplococcus, Vampyrella pendula* Cienk., *Copromyxa protea* Fayod), herrscht innerhalb derselben Species mehr oder minder grosse Variabilität in der Gestaltungsweise. Sehr wechselnde und z. Th. unregelmässige Formen zeigen *Leptophrys vorax* (Cienk.), *Vampyrella variabilis* Klein (Fig. 10, VIII), *V. multiformis* Z., *Endyomena polymorpha* Z. (Fig. 10, XII XIII). Bei ersterer Art wird der Formenwechsel bedingt durch die verschiedene Grösse, Form und Anzahl der eingeschlossenen Ingesten.

b) Grösse.

Wahrhaft riesige, meist bereits mit unbewaffnetem Auge wahrnehmbare amoebenbildende Zoocysten findet man bei *Leptophrys vorax* (Cienk.) (Fig. 9, V). Ich sah Cysten, deren Länge ¼ Millim. und darüber betrug bei einer Dicke von 63 mikr. Nicht minder auffällig erscheinen die Cysten der in den Fäden blaugrüner Algen schmarotzenden *Endyomena polymorpha* Zopf; sie zeigen oft ganz bedeutende Längsstreckung bei verhältnissmässig geringem Querdurchmesser (Fig. 10, XI). Von Seiten der übrigen zoosporenlosen Monadinen werden solche Dimensionen bei der in Rede stehenden Fruchtform nicht wieder erreicht. Manche Cysten, wie die von *Monadopsis vampyrelloïdes* Klein sind sogar von grosser Winzigkeit.

Im Allgemeinen schwankt die Grösse der amoebenerzeugenden Cysten, wenigstens bei vielen Arten, innerhalb ziemlich weiter Grenzen, ein Factum, das natürlich auch hier wieder zusammenhängt mit den Grössenschwankungen der Amoeben- und Plasmodienform, welche theilweis in Abhängigkeit stehen von der Grösse und Menge der Ingesta.

c) Bau.

Bei Bildung der amoebiparen Cysten wird zunächst nur eine Haut angelegt (Fig. 10, I). Eine Anzahl von *Monadineae azoosporeae* beschränkt sich überhaupt auf diese einfache Hautbildung, wenigstens unter normalen Verhältnissen: so die meisten Vampyrellen[1] (*V. variabilis, multiformis, pedata, Spirogyrae, Gomphonematis*) ferner *Haplococcus reticulatus, Leptophrys vorax* und *Endyomena polymorpha*. Dagegen giebt es einen Repräsentanten erstgenannter Gattung, *V. pendula*, der normaler Weise stets eine doppelte Hülle erhält, insofern das Plasma innerhalb der primären Membran sich nochmals contrahirt, um eine secundäre Haut abzuscheiden (Fig. 10, V). Die erstgebildete erscheint dann stets sehr dünn und zart (weshalb sie von Cienkowski als »Schleier, *velum*« bezeichnet wurde) die andere dagegen dicker und derber.

---

[1] Cienkowski, Beiträge zur Kenntniss der Monaden (Max Schultze's Archiv I, pag. 215).

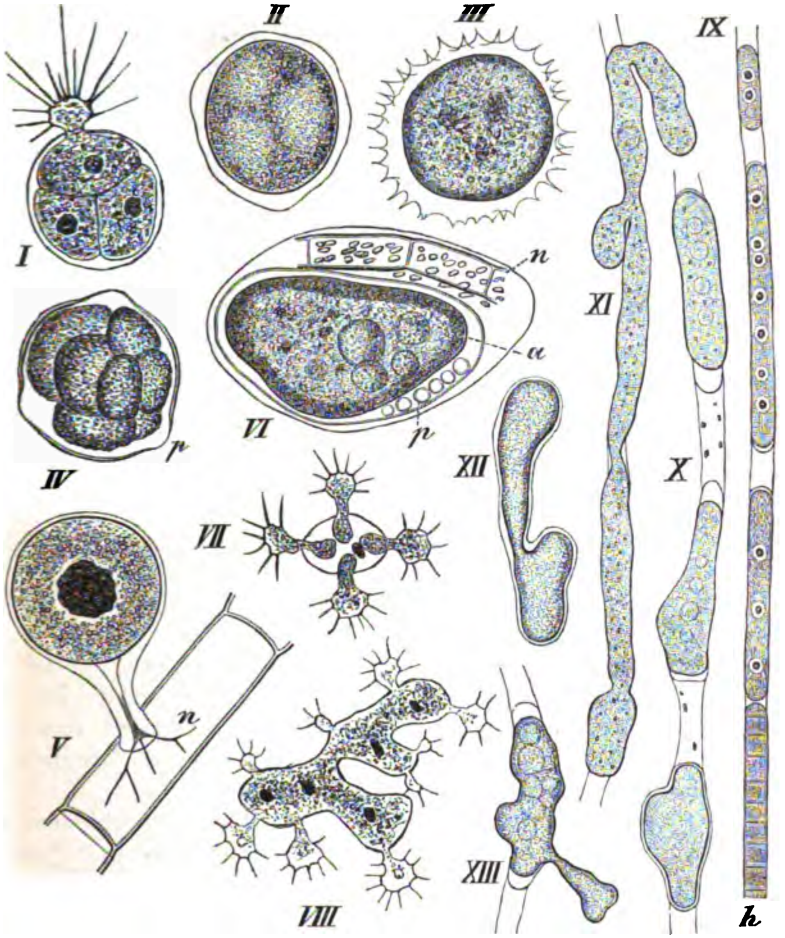


Fig. 10. (B. 456.)

Amoebipare Zoocysten. I—III 300fach. *Vampyrella Spirogyrae.* I mit einer Haut und 3 Amoeben, eine Amoebe im Austreten begriffen. II und III mit Doppelhaut, die bei III morgensternartig configurirt erscheint. IV von *Haplococcus reticulatus*, bei p papillenartige verdünnte Stellen der Wandung, für den Austritt der Amoeben. 900fach. V Gestielte amoebipare Zoocyste von *Vamp. pendula* mit doppelter Cystenhaut, auch die innere in einen Stiel verschmälert, von dessen Ende aus erstarrte Hyaloplasmastränge r ins Lumen der Oedogonienzelle gehen. VI 400fach. Amoebenbildende Cyste von *Leptophrys vorax*, welche mit 3 Häuten versehen ist; im Innern die Parasiten a, welche die mehrfache Hautbildung veranlasst haben; n abgeschiedene Nahrungsreste (Oedogonienzellen mit Stärke) p *Paramylum.* VII 350fach. Cyste von *Vamp. variabilis* mit 4 Amoeben, welche an 4 verschiedenen Punkten ausschlüpfen (nach Klein). VIII 350fach. Grosse unregelmässig gestaltete Cyste derselben Species, an 9 verschiedenen Punkten treten Amoeben aus (nach Klein). IX—XIII 540fach. *Endyomena polymorpha* Z. in den Fäden einer Spaltlage. IX Ein Faden der Alge, dessen Scheide im unteren Theile ein Hormogonium h zeigt, im oberen entleert ist und 3 cylindrische, der Wandung dicht angeschmiegte amoebipare Zoocysten des Parasiten enthält; die obere kleinere Cyste zeigt 2 die folgende grössere 7, die unterste 3 Kerne (mit Picrinschwefelsäure abgetödtet und mit Hämoloxylin gefärbt). X Eine Scheide mit 3 etwas andersgeformten und mit doppelter Membran versehenen lebenden Cysten. XII und XIII Cysten von auffälligerer Unregelmässigkeit und doppelter Wandung. (Die dunklen Körper in Fig. I V VII VIII sind Nahrungsballen).

Unter gewissen Verhältnissen, die wohl in der Ungunst des Substrats zu suchen sind, findet dieser Prozess der doppelten Hautbildung nach meinen Beobachtungen auch bei *Vampyrella Spirogyrae* und bei *Endyomena polymorpha* statt. Bei *V. Spirogyrae* zeigt sich die primäre Hülle als sehr dünne Haut von kugeliger oder unregelmässig-eckiger, selbst morgensternartiger Form (Fig. 10, I—III). Diese letztere erhielt sie offenbar dadurch, dass das peripherische Hyaloplasma der im Eingezogenwerden begriffenen Pseudopodien schnell erstarrte und so gewissermaassen einen genauen Abdruck der Pseudopodien lieferte.

Für die amoebiparen Cysten der *Leptophrys vorax* (Cienk.) habe ich sogar eine dreifache Hautbildung beobachtet (Fig. 10, VI). Hier ist sie sonderbarerweise Folge der parasitischen Einwirkung eines niederen Mycetozoums, das in Schwärmerform in die normal einhäutige Cyste eindringt und sich von deren Inhalt nährt.

Die Häute der *Zoocystae amoebiparae* bestehen bei den meisten Vampyrellen und *Leptophrys vorax* aus einem Stoffe, der eine ähnliche Reaction wie die Cellulose zeigt oder das Amyloïd, wogegen *V. Gomphonematis* und andere Arten sich in diesem Punkte anders verhalten; ihre Membranen sind wahrscheinlich eiweissartig.

Was den Inhalt der in Rede stehenden Cystenform anlangt, so besteht derselbe aus Plasma (Hyaloplasma, dem Körnchen beigemengt sind) und ein bis mehreren Zellkernen[1]). Ersteres schliesst häufig noch Ingesta ein, welche den Kern leicht verdecken. Vacuolenbildung scheint meistens zu fehlen. Bei den Vampyrellen lässt sich im Jugendstadium der Cyste nur ein Kern nachweisen, dagegen zeigt *Endyomena polymorpha* Z. mehrere (Fig. 10, IX), *Leptophrys vorax* Cienk. zahlreichere Kerne. Zur Zeit, wo sich der Inhalt der amoebiparen Zoocysten in Amoeben umzubilden beginnt, vermehrt sich bei den Vampyrellen die Zahl der Kerne durch Zweitheilung. Schliesslich sammelt sich das Plasma um diese Kerncentren an und so entstehen zwei bis mehrere zu Amoeben werdende Portionen[2]).

Von accessorischen Inhaltsbestandtheilen der amoebiparen Cysten sind zu erwähnen: Paramylum, das ich wie in den Amoeben und Plasmodien, so auch in den Cysten der *Leptophrys vorax* nachweisen konnte[3]), wo es in Form zahlreicher dicht gedrängter Körner von verschiedener Grösse auftritt; und ferner ein rothes in gelöster Form auftretendes Pigment, das den Vampyrellen eigenthümlich ist und von ins Rothbraune verfärbten Chlorophyllmassen herrührt.

d) Entleerungsmodus.

Die Membran der amoebiparen Cysten besitzt bei den meisten der hier in Betracht kommenden Species keine besonderen Austrittsstellen für die Amoeben. Letztere bahnen sich daher den Weg ins Freie in der Weise, dass sie ähnlich den Zoosporen, die Cystenhaut oder wenn zwei vorhanden sind, beide Cystenhäute durchbohren und nun ihren Plasmakörper durchzwängen. Die Zahl der Durchbruchspunkte entspricht in den meisten Fällen der betreffenden Amoebenzahl (Fig. 10, VII VIII). Nur an der amoebiparen Cyste des *Haplococcus reticulatus* Z. sind für den Amoebenaustritt besondere verdünnte Membranstellen (Tüpfel) vorhanden, in der Mehrzahl und in gewissen Abständen[1]) (Fig. 10, IV).

---

[1]) Haeckel und Klein leugnen mit Cienkowski die Gegenwart des Kerns, soweit es die Vampyrellen und *Leptophrys vorax* betrifft. In meiner Schrift: Zur Kenntniss der niederen Pilzthiere widerlege ich diese Auffassung.

[2]) In sehr kleinen amoebiparen Cysten z. B. von *Vampyrella* wird nur eine Amoebe um den ursprünglichen Kern gebildet, in grösseren bei manchen Arten bis 12. Die Vierzahl, die Cienkowski als Norm für die Vampyrellen annahm (die er darum auch *Monadineae tetrablastae* nannte) ist keineswegs Regel.

[3]) Siehe das über die Amoeben Gesagte.

B. Sporocysten.

Diese Fruchtform wird nur bei wenigen Monadinen (*Vampyrellidium, Spirophora, Haplacoccus, Gymnococcus, Aphelidium, Mastigomyxa, Protomyxa* [hier vielleicht noch aufzufinden], *Plasmodiophora)* und unter den Eumycetozoen nur bei den Sorophoreen und Exosporeen (Guttulinen, Dictyosteliaceen und Ceratien) vermisst sonst ist sie die allgemein herrschende. Sie stellt im Allgemeinen blasenartige Körper mit Kugel-, Halbkugel-, Birn-, Cylinder-, Schlauch- oder Polsterform etc. dar, welche theils von mikroskopischer Kleinheit sind, theils bis mehrere Centim. im Durchmesser haben.

1. Bau der Sporocysten im Allgemeinen.

An den entwickeltsten Sporocysten lassen sich folgende Theile unterscheiden: die Hülle, das Capillitium, die Sporen, der Stiel sammt Columella und meist auch noch der Hypothallus.

A. Die Hülle.[2])

Sie ist entweder in Form einer blossen Membran vorhanden, oder in Gestalt einer Rinde entwickelt. Was die erstere betrifft, so findet sie sich in der Regel in der Einzahl vor (Fig. 11, II, 13, B). Nur selten wird sie bei höheren wie bei niederen Mycetozoen als Doppelhaut angetroffen: nämlich bei *Chondrioderma difforme* (Pers.) (Fig. 11, I), *Ch. globosum* (Pers.), *Physarum didermoïdes* (Ach.), *Diplophysalis stagnalis* Z. (Fig. 11, V), *D. nitellarum* (Cienk.), *Vampyrella pendula* Cienk. (Fig. 11, VI), *Leptophrys vorax* (Cienk.) (nach Klein), ausnahmsweise auch bei *V. Spirogyrae* Cienk. (Fig. 11, III).

Noch seltener ist die Bildung mehrfacher Häute. Ich habe sie bisher nur bei *V. Spirogyrae* (Fig. 11, IV) gesehen, wo sie unter besonderen Verhältnissen öfters aufzutreten scheint.

Die Doppelhaut-Bildung (Fig. 11, I V VII) kommt wie bei den amoebiparen Zoocysten dadurch zu Stande, dass das Plasma sich innerhalb der primären Haut nochmals contrahirt und eine secundäre Haut abscheidet. Die Vielhaut-Bildung (Fig. 11, IV) basirt auf Wiederholung dieses Processes.

Je nachdem die Contractionen des Plasmas stärker oder schwächer ausfallen, resultirt ein grösserer oder geringerer Abstand der successiven Häute. In der Regel erfolgen die Contractionen so allseitig, dass die Häute unter sich vollkommen frei bleiben, also in einander geschachtelt werden, wie wir das überall bei den genannten Monadinen sehen (Fig. 11, III IV VI). Einseitig Contraction zeigen ausnahmslos die oben genannten Eumycetozoen, und zwar beschränkt sich die Contraction auf die freie, d. h. dem Substrat abgewandte Seite (Fig. 11, I).

An den succedan entstandenen Häuten machen sich für gewöhnlich gewisse

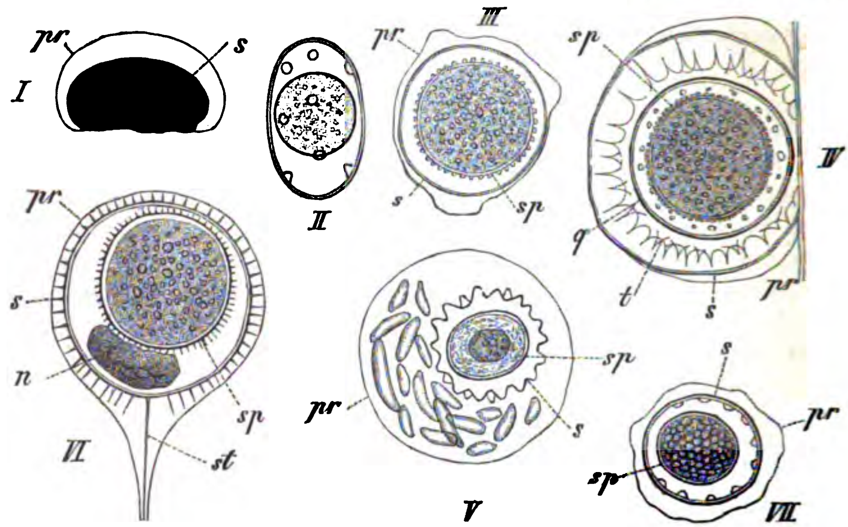
---

[1]) Bei *Vampyrella variabilis* soll nach Klein erst während des Austritts der Inhalt der amoebiparen Cysten sich theilen. Ich will dies nicht in Abrede stellen, doch erfolgte an den Exemplaren, die mir vorlagen, die Theilung immer schon vor dem Austritt.

[2]) Die Entstehungsweise und der feinere Bau der Hülle ist in dem Abschnitt »Entwicklungsweise der Sporenfrucht« geschildert.

Differenzen bemerkbar, die einerseits auf die Gestalt, andererseits auf Dicke und Consistenz Bezug haben.

Rücksichtlich der letzteren Momente ist festzuhalten, dass im Allgemeinen die primäre Membran eine gewisse Zartheit behält (daher von Cienkowski Schleier, *velum* genannt), die später entstandenen dagegen derbere Beschaffenheit annehmen. Doch können bei Vielhautbildung auch zarte und derbe Häute regelmässig wechseln, wie z. B. die in Fig. 11, IV abgebildete Sporocyste von *Vampyrella Spirogyrae* zeigt. Bei der zweihäutigen Sporocyste von *Diplophysalis* findet sich übrigens die primäre Haut mitunter als ziemlich stark verdickte Membran vor. Schöne Beispiele für den Fall, dass die succedanen Cystenhäute auch bezüglich ihrer Form differiren, bieten die *Diplophysalis*-Arten, namentlich *D. stagnalis* Z., wo die innere Haut im Gegensatz zur glatten äusseren morgensternartige Configuration annimmt (Fig. 11, V s). Aehnliche Verhältnisse bietet *Vampyrella pendula* Cienk. (Fig. 11, VI); hier ist die zarte primäre Haut pr birnförmig sculpturlos und in einen dicken Stiel verlängert, die innere s dagegen kugelig mit dünnem Stiel und sehr charakteristischer, nämlich sehr regelmässig stachelartiger Sculptur versehen. Die dritte Haut der in Fig. 11, IV dargestellten Sporocyste von *V. Spirogyrae* zeigt gleichfalls morgensternartige Configuration, was aber nicht unter allen Verhältnissen vorkommt.



(B. 457.) Fig. 11.

Sporocystenformen mit mehrfacher Haut. I *Chondrioderma difforme* (Pers.). Vertikalschnitt durch die Sporocyste, schwach vergr. pr bedeutet hier und in den folgenden Figuren die primäre, s die secundäre, t die tertiäre. q die quartäre Haut, sp Spore. II *Protomonas amyli* (Cienk.). Sporocystenhaut einfach, mit warzenartigen Verdickungen, in der Mitte die kugelige Spore 400fach. III Sporocyste von *Vampyrella Spirogyrae* Cienk. mit zweifacher Haut; äussere zart unregelmässig, innere derb, kugelig 540fach. IV Sporocyste derselben Species mit vierfacher Haut, die primäre und tertiäre zarte, letztere morgensternartig configurirt, zweite und vierte derb; 540fach. V *Diplophysalis stagnalis* Z., mit zweifacher Haut; secundäre morgensternförmige zwischen ihr und der primären Membran unverdaute Stärke von *Nitella* 400fach. VI *Vampyrella pendula* Cienk. Die secundäre Haut mit stachelartigen Fortsätzen, sie sitzt auf einem langen Stiel st von erstarrtem Hyaloplasma; n Nahrungsreste 900fach. VII Sporocyste von *Leptophrys vorax* (Cienk.) mit Doppelhaut; die innere derbe mit wärzchenartigen Vorsprüngen (nach Klein).

Vor Bildung der secundären Haut erfolgt bei *Diplophysalis*-Arten die Abscheidung der Nahrungsreste, die also später zwischen primärer und secundärer

Wand abgelagert liegen (Fig. 11, V) und bei einiger Massigkeit durch den Druck, den sie ausüben, die Form der secundären Haut beeinflussen können.

Wo Verdickungen an der Sporocystenhaut auftreten, sind sie gewöhnlich allseitige (z. B. *Craterium vulgare* (Fig. 15, III), *Leocarpus fragilis)*, minder häufig localisirte, wie bei *Protomonas amyli* und *Leptophrys vorax*, wo sie in Zapfen- oder Warzenform auftreten (Fig. 11, II) und bei den Peritricheen (Fig. 19) (Cribrariaceen, Clathroptychiaceen). Die Repräsentanten der letztgenannten Familien besitzen sehr zarte Häute, die durch stellenweis auftretende Verdickungsleisten und an einzelnen Stellen erfolgende allseitige Verdickungen mechanische Verstärkung erfahren.[1] Zu einer solchen Verstärkung kann bei anderen Arten auch Ein- resp. Auflagerung von Kalk dienen.[2] Was die chemische Beschaffenheit der Sporocystenhaut betrifft, so besteht sie in manchen Fällen (Vampyrellen *Leptophrys)* aus einem Stoff, der sich mit Jod und Schwefelsäure blau färbt. Es ist nicht entschieden, ob diese Reaction Cellulose oder Amyloïd andeutet. In den meisten Fällen unterbleibt diese Reaction, die Membran wird durch Jod gelb tingirt und löst sich in Aetzkali nach voraufgegangener Quellung auf (z. B. *Myxastrum radians* nach HAECKEL).

Eine complicirtere Form der Hüllenbildung tritt uns in der Rinde entgegen. Da sie zumeist bei den sogen. Fruchtkörpern zu besonderer Ausbildung gelangt, so möge sie bei Betrachtung dieser Berücksichtigung finden.

B. Stiel, Columella, Hypothallus.

Gewisse Mycetozoen sind durch Stielbildung an ihren Sporencysten ausgezeichnet. Unter den Monadinen kommt sie nur bei einigen Vampyrellen *(V. pendula* CIENK., *V. pedata* KLEIN) vor (Fig. 11, VI), bei den höheren Mycetozoen tritt sie ungleich häufiger auf und ist fast in jeder Familie zu finden. Stets vorhanden zeigt sie sich bei den Stemoniteen (Fig. 16, A), den Cribrariaceen, den Craterien (Fig. 15), manchen Trichien, Arcyrien (Fig. 12, I II) etc., inconstant ist sie bei *Leocarpus fragilis* (DICKS.), *Didymium farinaceum* SCHRADER (Fig. 13, A B), *Physarum leucophaeum* FR. und Anderen. Der Stiel bildet meist die Fortsetzung der Wandung nach unten hin und stellt dann eine Hohlröhre dar, die im Inneren mit Luft, oder mit structurloser organischer, oft in Körnchenform vorhandener und nicht selten mit Farbstoffen tingirter Substanz ausgefüllt ist oder aber zellige Elemente zeigt, was namentlich bei Arcyrien und Trichien vorkommt (Fig. 12, I), ja selbst von Sporen ausgefüllt sein kann *(Trichia fallax* nach STRASSBURGER). Die Membran des Stieles, die übrigens auch aus mehreren Hautlagen bestehen kann, erscheint in der Regel in mehr oder minder ausgeprägter Weise mit Längsfalten versehen, welche z. B. bei *Craterium leucophaeum* Arcyrien etc. (Fig. 12, I) besonders ausgeprägt sind. Mitunter verschmelzen mehrere gleichzeitig dicht neben einander angelegte Stiele streckenweis oder ihrer ganzen Ausdehnung nach, eine Erscheinung, die besonders auffällig ist bei *Hemiarcyria rubiformis*, wo durch solche Vereinigung förmliche Sporocystenbündel entstehen (Fig. 12, II).[3]

Die Sporocysten, mögen sie nun gestielt oder stiellos sein, sitzen gewöhnlich (einzeln oder zu mehreren) einer in Hautform, Krustenform, Polster- oder selbst Säulenform entwickelten Unterlage, »Hypothallus« genannt, auf. Als Haut tritt sie in schöner Entwicklung auf bei den Stemoniteen *(Stemonitis, Comatricha)*

---

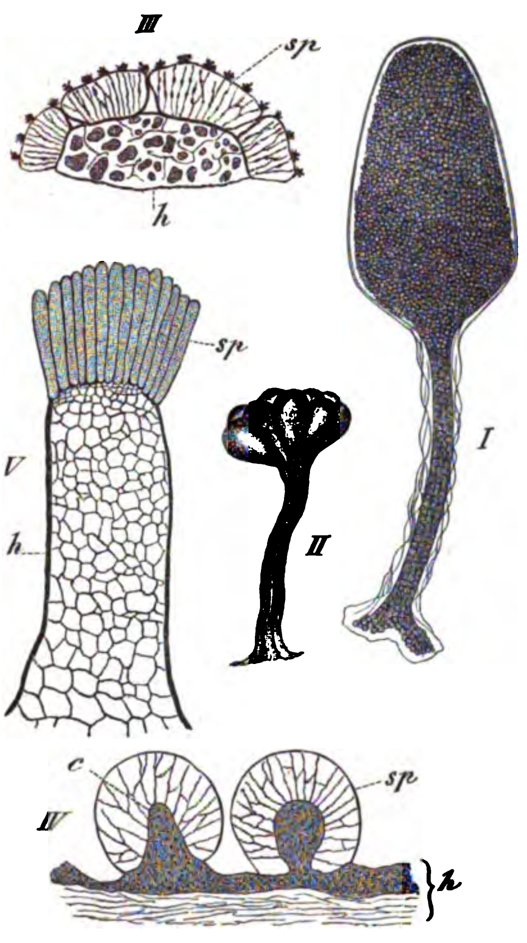
[1] Siehe das über die peripherischen Capillitien Gesagte.

[2] Vergl. den physiol. Theil und zwar den Abschnitt über Kalkaufnahme und Ablagerung..

[3] Ueber Entwicklung des Stieles vergl. weiter unten: Entwicklungsweise der Sporenfrucht.

(Fig. 16, A), als Kruste bei *Chondrioderma spumarioïdes* (Fr.) (Fig. 12, III h), als Polster bei *Didymium physarioïdes* (Pers.) (Fig. 12, IV h) und als Säule bei *Tubulina stipitata* (nach Rostaf.) (Fig. 12, V h). Im Wesentlichen ist der Hypothallus ein Produkt erstarrten Hyaloplasmas. Bisweilen zeigt er faltige (Fig. 12, IV h), bisweilen zellige (Fig. 11, V) Struktur. Bei kalkhaltigen Arten dient er als Ablagerungsstätte für Kalk, sonst auch ab und zu für Farbstoffe.

Unter dem Namen der Columella versteht man Massen erstarrten Plasmas, welche in Gestalt von dicken Strängen resp. Hohlröhren oder von kegelförmigen, halbkugeligen etc. Hügeln, oder endlich in Form von gewölbten, über der Basis der Sporocystenhaut inserirten Membranen mehr oder minder weit in die Sporenfrucht hineinragen, etwa ähnlich wie die Columella der Kopfschimmel. Bei manchen mit Stiel versehenen Früchten bildet die Columella die direkte Fortsetzung desselben, und das ist z. B. bei den Stemoniteen-Gattungen *Stemonites, Comatricha* etc. der Fall (Fig. 16, B), ferner bei *Diachea leucopoda* (Bull.), *Didymium farinaceum* Schrad. (Fig. 13, B). Bei den stiellosen erscheint sie bisweilen als Fortsetzung des Hypothallus (*Chondrioderma spumarioïdes* [Fr.], Fig. 12, IV). Rostafinski, der den Begriff der Columella ziemlich weit ausdehnt, begreift darunter auch den grossen Capillitiarknoten (s. Capillitium), der sich im Centrum der Frucht einiger Physareen (*Craterium vulgare*, Badhamienarten) vorfindet und weder mit der Wandung, noch mit dem Stiel in direktem Zusammenhange steht, auch die grossen, stark verbreiterten Capillitium-Stränge auf dem Grunde der Sporocysten von *Amaurochaete atra* (A. u. S.) werden von ihm als Columella-Form angesehen. Nur in seltenen Fällen verzweigt sich die Columella, wie es z. B. bei *Spumaria alba* (Vauch.) geschieht (Fig. 18, A c).



(B. 458.) Fig. 12.

Stiel- und Hypothallus-Bildung. 1 Schwach verg. *Arcyria Friesii* B. u. Br. halbreife Sporocyste, die Stielhöhlung zeigt sich erfüllt mit zellartigen Elementen. 2 10fach vergr. *Hemiarcyria rubiformis* (Pers.) Stiele zusammengewachsen. 3 *Didymium physarioïdes* (Pers.) Verticalschnitt h Hypothallus mit Kalkablagerungen, oberwärtz sitzen 4 Sporocysten. 4 *Chondrioderma spumarioïdes* (Fr.) Verticalschnitt-Fragment durch den Hypothallus h, der aus zwei Schichten besteht. Er trägt zwei Sporocysten; c die mit dem Hypothallus in Verbindung stehende *Columella*. 5 *Tubulina stipitata* Rost. mit stark säulenartig entwickeltem, gekammertem Hypothallus. sp Sporocysten, ein Aethalium bildend. (Fig. 1 nach de Bary 3—5 nach Rostaf. 2 nach d. Nat.)

Hier hängt dies damit zusammen, dass die Sporocysten aus denen sich der Fruchtkörper zusammensetzt, selbst verzweigt sind. In den Familien der Trichiaceen, Arcyriaceen, Perichaenaceen, Liceaceen sowie bei den Peritricheen fehlt die Columella-Bildung, wie es scheint, überall.

C. Capillitium.

Das Innere der Sporenfrüchte, wenigstens der höchstentwickelten, weist eigenthümliche, meist die Sporenmasse durchsetzende, fadenförmige Elemente auf, welche in gewisser Beziehung an das Haargeflecht (Capillitium) im Fruchtkörper der Bauchpilze (Gastromyceten) erinnern und daher mit demselben Namen belegt wurden. Sie sind bisher nur bei den höheren Mycetozoen beobachtet worden und zwar in der Gruppe der Endosporeen.

Was ihre morphologische Bedeutung anbelangt, so repräsentiren sie Plasmamassen (Hyaloplasma, Gerüstplasma), welche bei der Sporenbildung nicht zur Verwendung kommen und einem Erstarrungsprocess unterlagen.

Zwei Hauptformen sind es, unter denen die Capillitium-Fäden auftreten, nämlich Stereonemata und Coelonemata.

Jene stellen derbe, entweder vollkommen solide oder höchstens mit feinem axilen Kanal versehene Stränge von cylindrischer oder plattgedrückter Form dar;[1] wogegen letztere als Röhren mit dünner Wandung und relativ weitem Lumen erscheinen.

Die Stereonemata-Form ist charakteristisch für die Gruppe der Peritricheen (Cribrariaceen und Clathroptychiaceen) sowie für eine Gruppe der Endotricheen, die ich als Stereonemeen bezeichne (*Calcareae* Rost. und *Amaurochaeteae* Rost.). Die Coelonemata-Form findet sich in der Gruppe der Coelonemeen (Trichiaceen, Arcyriaceen, Liceaceen, Perichaenaceen).

1. Die Stereonemata der Stereonemeen.

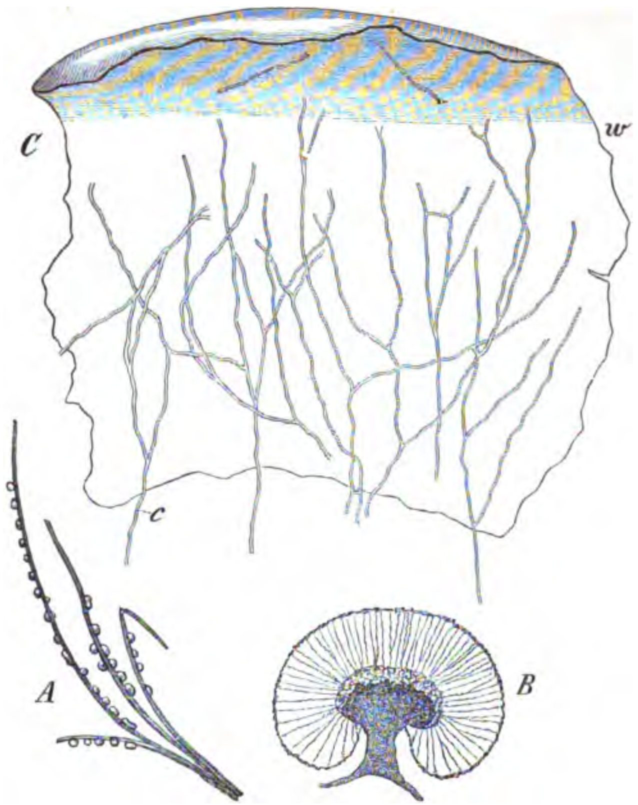
Bezüglich ihrer Anordnung lassen sich etwa 4 Typen unterscheiden.

1. Der Strahlentypus: Er ist der einfachste. Die *Capillitium*-Stränge sind so geordnet, dass sie radienartig ausstrahlen (Fig. 13, B), entweder von einem wirklichen Centralpunkte, der in diesem Falle gewöhnlich dem Stielende oder der *Columella* entspricht oder von einem gedachten Centrum aus. In letzterem Fálle entspringen sie von den verschiedensten Punkten eines breiten Cystengrundes. Beispiele für den ersteren Fall liefert *Didymium Fuckelianum* Rost., *D. squamulosum* A. u. S., *Chondrioderma spumarioïdes* (Fr.). *Ch. pezizoïdes* Rost., *Enerthenema papillata* (Pers.) *Lamproderma arcyrioides* (Somm.), für den letzteren *D. physarioïdes* (Pers.), *D. farinaceum* Schrad., *Lepidoderma tigrinum* Schrad. u. L. *Carestianum* Rabenh.[2]) Die Stränge bleiben entweder einfach, oder sie bilden Verzweigungen, welche dann fast ausnahmslos unter spitzen Winkeln von den Hauptsträngen abgehen (Fig. 13, C). Bisweilen kommt es zur Bildung von Anastomosen, wodurch die radienartige Anordnung mitunter mehr oder weniger verwischt wird. Mit der oberen, resp. auch mit der unteren Wandung stehen die Strangenden

---

[1]) Sie sind also gewissermassen das Analogon der gleichfalls durch Erstarrung von Plasmasträngen zustande kommenden Sporenanhängsel im Sordarienschlauche (vergl. W. Zopf, Zur Kenntniss der anatomischen Anpassung der Schlauchfrüchte an die Function der Sporenentleerung).

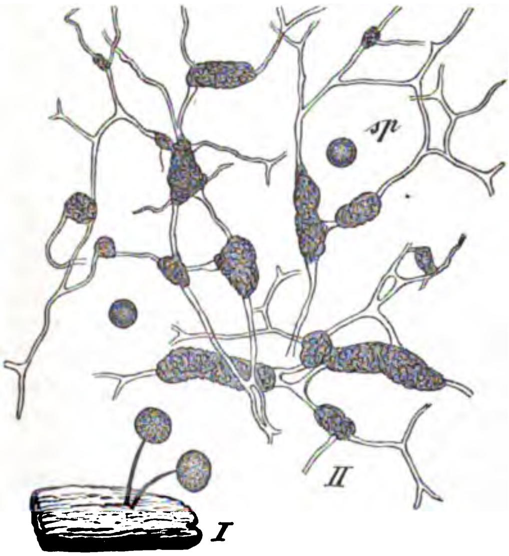
[2]) Instructive Abbildungen bei Rostafinski, Monographie d. Mycet. Taf. 8. 9.



(B. 459.) Fig. 13. *Didymium farinaceum* SCHRAD. A Sporocysten auf Grasblättchen in nat. Grösse, scheinbar stiellos. B Medianer Längsschnitt. Der Stiel verbreitert sich innerhalb der Frucht zur polsterförmigen im oberen helleren Theile kalkführenden Columella, von der aus die nach dem Strahlentypus geordneten Capillitiumstränge nach der Wandung zu gehen (32 fach vergr.). C Stück der Sporocystenhaut mit zahlreichen, spärlich verzweigten und anastomosirenden wellig gebogenen Capillitiumfasern.

im Verband (Fig. 13, B) und gehen öfters durch plötzliche Verbreiterung in die Cystenhaut über.

2. Der Netztypus. Er kommt auf dem Wege zu Stande, dass die Capillitiumstränge vielfache unregelmässige Verzweigungen eingehen, verbunden mit häufiger Anastomosenbildung, die zur Formation von Maschen führt. Wir treffen diesen Typus insbesondere bei allen Physareen-Gattungen an *(Physarum, Tilmadoche* (Fig. 14, II), *Craterium, Leocarpus, Fuligo, Badhamia, Aethaliopsis, Crateriachea).* Hier ist jenes Netzwerk in der Regel noch dadurch ausgezeichnet, dass die den Maschenknoten entsprechenden Stellen mehr oder weniger bedeutende schwimmhautartige Verbreiterung oder aber mehr oder minder starke bauchige Anschwellung (Fig. 14, II, 15, III) aufweisen. Grösse und Form der Platten, wie der knotenartigen Anschwellungen, wechselt innerhalb jeder Sporocyste (Fig. 14, II), aber auch nach Gattungen und Arten. Grösseste Unregelmässigkeit ist bei den meisten Species das Uebliche



(B. 460.) Fig. 14.
Tilmadoche mutabilis ROST. *a lutea* (BULL.) I 10 fach, Sporocysten, einem Holzfragmentchen aufsitzend. II Fragment des Capillitiums mit seinen Kalkknoten. sp. Spore.

(z. B. bei *Aethaliopsis stercoriformis*, *Fuligo varians*, *Craterium vulgare* (Fig. 15, III), *Physarum sinuosum* etc..) In die Platten und Knoten werden gewöhnlich Kalkmassen eingelagert (Kalkplatten, Kalkknoten). Mit der Wandung der Frucht stehen die peripherischen Capillitium-Enden überall in Verbindung. Nur selten kommt der Fall vor, dass im centralen Theile der Frucht ein sehr stark entwickelter Capillitiarknoten auftritt *(Craterium)* (Fig. 15, III).

3. Der Baumtypus. Er entsteht, wenn von einer stark in die Länge entwickelten, die Frucht meist in ihrer ganzen Länge durchziehenden Columella nach allen Seiten hin in monopodialer Anordnung zahlreiche Capillitium-Stränge gleichsam als Zweige entspringen. Ihre Richtung steht im Allgemeinen senkrecht auf der Sporocystenwand. Meistens verästeln sich die Zweige vielfach und stehen durch ihre Enden mit der Wandung in Verband. Durch Anastomosen werden die Aestchen, namentlich gegen die Peripherie hin, vielfach verbunden, so dass eine Art von Netzwerk entsteht. Am schönsten ist der in Rede stehende, bei den Stemoniteen auftretende Typus ausgeprägt bei *Comatricha Friesiana* DE BARY (Fig. 16, B).

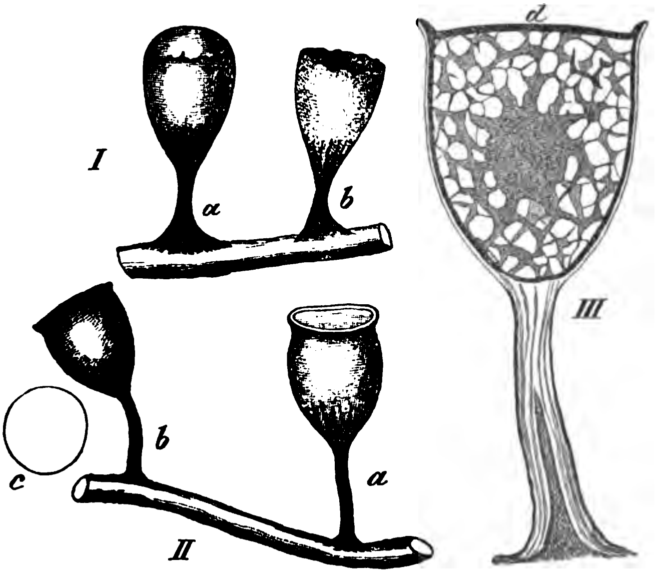


Fig. 15. (B. 461.)

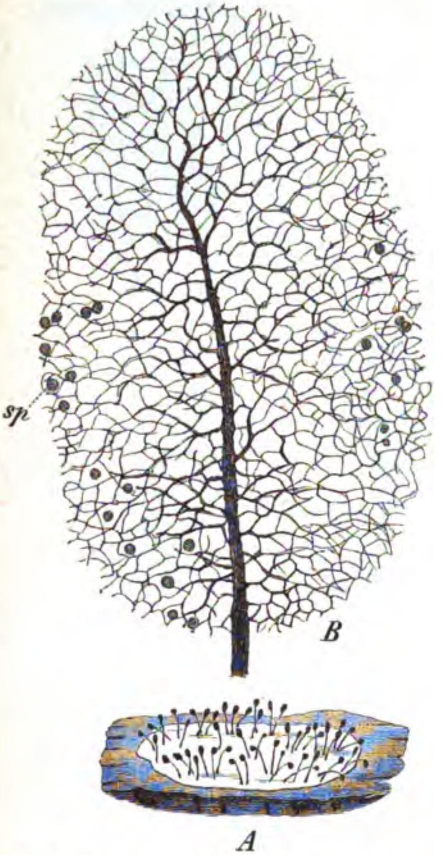
Sporocysten von *Craterium* I (20fach). Zwei Früchte von *C. leucocephalum* (PERS.), a noch geschlossen, den convexen Deckel zeigend, b Deckel abgesprengt. II (20fach). *C. vulgare* DITM. Zwei Früchtchen a noch geschlossen durch den flachen Deckel, b der Deckel ist abgesprengt und liegt daneben (c). III (64fach). Axiler Längsschnitt der Frucht von *C. vulgare*. Das nach dem Netztypus gebaute Capillitium mit seinen Kalkknoten, im Centrum eine riesige unregelmässige Kalkblase zeigend; d Deckel.

4. Der Strauchtypus (Fig. 17, A, B). Er tritt nur bei stiellosen Fruchtformen auf und findet sich bei *Amaurochaete atra*. Die Stränge, die hier oft schwimmhautartige Verbreiterung zeigen, verzweigen sich nach Art eines Strauches, die Aestchen können miteinander anastomosiren (Fig. 17, B, a).

An den in Rede stehenden Capillitium-Formen der Stereonemeen vermisst man im Allgemeinen eine besondere Sculptur. Ausnahmen bilden *Spumaria alba*, wo sich zierlich knotenförmige oder knopfförmige Verdickungen in bald längeren, bald kürzeren Abständen finden[1]) (Fig. 18, B). Minder regelmässige Sculptur zeigen *Chondrioderma calcareum* und *Didymium dubium*, wo die Verdickungen nach ROSTAFINSKI in Form von unregelmässigen Zapfen oder Wärzchen auftreten, die entweder zu Gruppen geordnet oder ohne alle Ordnung zerstreut sind; ferner *Chondrioderma radiatum*, wo sie perlenartig und gleichfalls ordnungslos erscheinen.

---

[1]) Diese Eigenthümlichkeit, die ich nirgends in der Literatur erwähnt finde, war in den von mir untersuchten Exemplaren in sehr ausgeprägter Form vorhanden.



(B. 462.) Fig. 16.
Comatricha Friesiana (DE BARY). A Holzspan mit zahlreichen, einem häutigen Hypothallus aufsitzenden Sporocysten. B oberes Stück eines Früchtchens mit seinem baumartigen Capillitium (schwach vergr.).

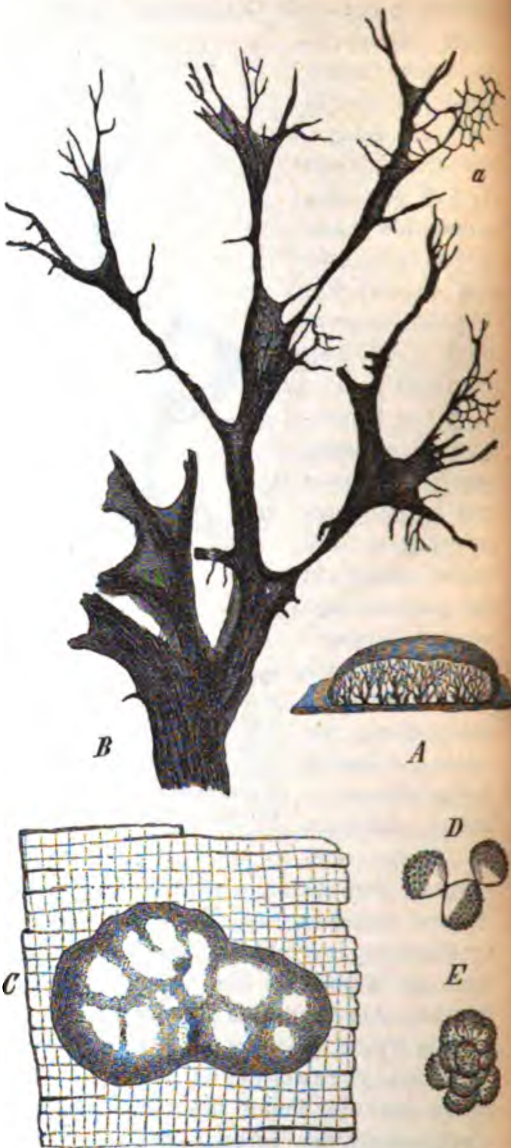


Fig. 17. (B. 463.)
Amaurochaete atra (A u. S.) A 2 fach. Fruchtkörper einem Holzspänchen aufsitzend, im Durchschnitt. Von der Basis der Wandung ausgehend die strauchartig verzweigten Capillitiensysteme. B 40 fach. Stück eines solchen Systems. Die Stränge sind an der Basis und an den Verzweigungsstellen plattenartig, z. Th. schwimmhautartig erweitert. Bei a Anastomosenbildung feinerer Aeste. C natürliche Grösse. *Reticularia Lycoperdon*. Reifer Fruchtkörper. D und E 700 fach. Sporengruppen. Die Sporen bilateral mit einseitiger Wärzchensculptur.

2. Die Stereonemata der Peritricheen.

Während die Stereonemata der Stereonemeen das Innere der Frucht durchsetzen, sind die Stereonemata der Peritricheen der Sporocystenhaut an- resp. eingelagert. Sie lassen sich daher auffassen als localisirte Verdickungen dieser Haut. Fast stets bilden sie ein zusammenhängendes System (peripherisches Capillitium) in Form eines Gitters oder Siebes. Je nachdem die Stereonemata nur in Leistenform zur Verwendung kommen oder neben der Leistenform auch noch die Plattenform auftritt, erhält das Gerüst eine besondere Physiognomie. Variirt werden die Gerüstbilder ausserdem noch durch verschiedene Grösse und Form jener Elemente, sowie durch die Modi der Anordnung derselben, was Beides theilweis zur Fruchtform in Abhängigkeit steht.

Es lassen sich etwa folgende Typen der Anordnung unterscheiden: 1. der

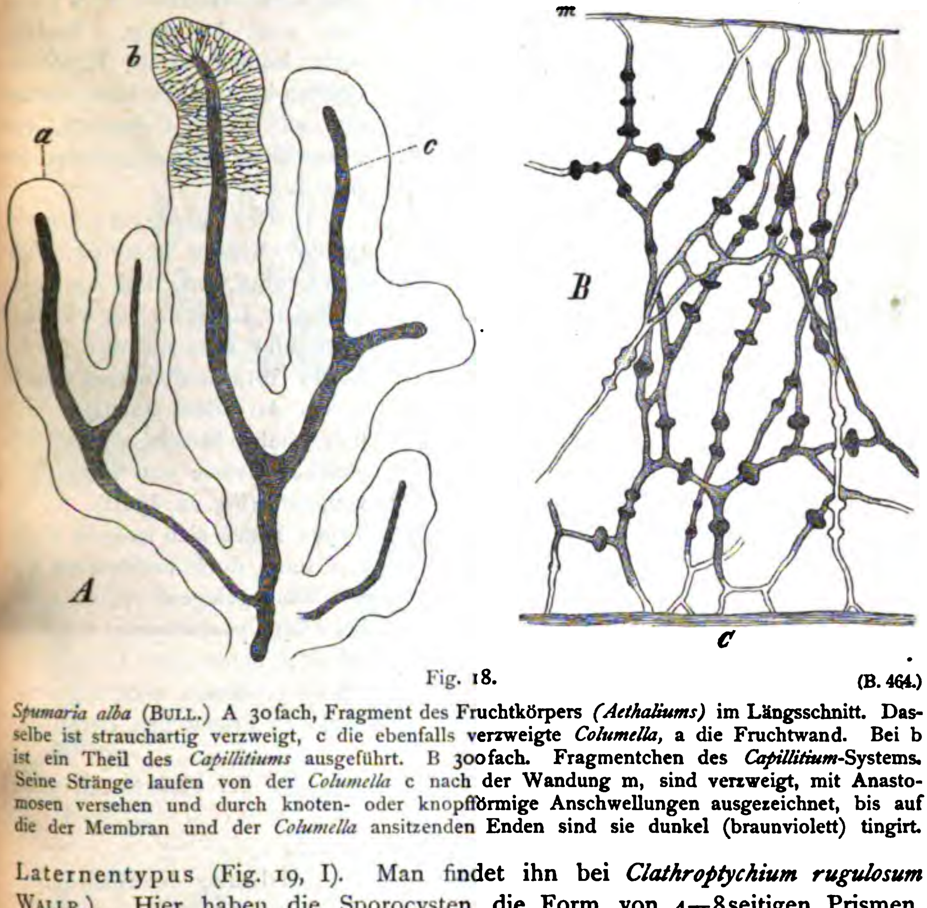
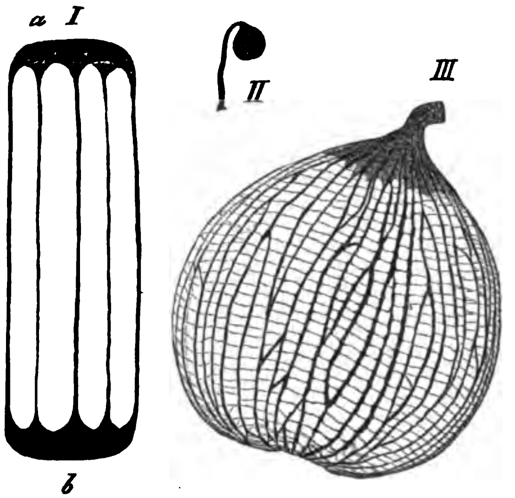


Fig. 18. (B. 464.)

Spumaria alba (Bull.) A 30fach, Fragment des Fruchtkörpers (*Aethaliums*) im Längsschnitt. Dasselbe ist strauchartig verzweigt, c die ebenfalls verzweigte *Columella*, a die Fruchtwand. Bei b ist ein Theil des *Capillitiums* ausgeführt. B 300fach. Fragmentchen des *Capillitium*-Systems. Seine Stränge laufen von der *Columella* c nach der Wandung m, sind verzweigt, mit Anastomosen versehen und durch knoten- oder knopfförmige Anschwellungen ausgezeichnet, bis auf die der Membran und der *Columella* ansitzenden Enden sind sie dunkel (braunviolett) tingirt.

Laternentypus (Fig. 19, I). Man findet ihn bei *Clathroptychium rugulosum* Wallr.). Hier haben die Sporocysten die Form von 4—8seitigen Prismen. Die Seitenflächen derselben bestehen aus einer sehr zarten Haut, die Endflächen dagegen (I, a, b), welche flache kappenartige Wölbung zeigen, sind verdickt, derb und mit eben so viel Zipfeln versehen, als Kanten da sind. Von jedem Zipfel der oberen Kappe aus geht nun ein nach der Kante, also vertikal verlaufender Capillitium-Strang nach dem entsprechenden Zipfel der basalen Kappe. Ist also z. B. ein Früchtchen 5seitig, so zeigt es 5, ist es 7seitig, 7 verticale, getrennte Capillitium-Stränge. Nur selten tritt ein Seitenzweig oder eine Anastomose auf, die Stränge sind also in der Regel ohne gegenseitige direkte Verbindung. Sie bilden mit der oberen und unteren Verdickungskappe ein Gerüst, das etwa dem Gerüst einer prismatischen Laterne vergleichbar ist (Fig. 19, I).

2. Der Leitertypus. Er kommt bei *Dictydium cernuum* vor. Hier sind an der birnförmigen Fruchthaut kräftigere und feinere Schmalleisten in der Weise gelagert, dass die ersteren in Richtung von Längenmeridianen, die letzteren in der Richtung von Breitenkreisen liegen und Quervorspannungen zwischen jenen darstellen (Fig. 19, III).



(B. 465.) Fig. 19.

I Halbschematisches Früchtchen von *Clathroptychium rugulosum* Wallr. a die obere, b die untere derbere kappenförmige Partie der Fruchthaut. Die senkrecht zwischen beiden Kappen verlaufenden 5 Linien stellen die in den Kanten der Frucht liegenden Stereonemata dar. II 15 fach. Gestielte Frucht von *Dictydium cernuum* Pers. III 80 fach. Das peripherische Gerüst von derselben Frucht. Die *Stereonemata* sind in Form von derberen Längs- und feineren Querleisten vorhanden in leiterartiger Combination. Einige Längsleisten zeigen Verzweigung.

3. Der Knotennetztypus. Er ist charakteristisch für manche Cribrarien (*Cr. pyriformis, vulgaris* etc.) und entsteht durch eine Combination von Platten und Leisten. Erstere, meist isodiametrisch, liegen im Ganzen in etwa gleichen Abständen und bilden Centren, von denen die Leistchen ausstrahlen (Fig. 20, I).

4. Der einfache Netztypus, wie er von *Cr. rufa* repräsentirt wird. Bei ihm kommen nur Leisten zur Verwendung und zwar in nur einer Form. Ihre Combination erfolgt in der Art, dass 4 seitige oder polygonale Maschen von ungleicher Grösse und Form hervorgehen (Fig. 20, II III). Diese Typen halten sich zwar im Ganzen rein, doch combiniren sie sich auch gelegentlich, so z. B. bei *Didymium cernuum*, wo man mitunter neben dem Leitertypus auch noch den Knotennetztypus antrifft. Sodann ist zu erwähnen, dass bei dem Knotennetztypus die Form der Platten bei verschiedenen Früchtchen derselben Art oft erheblich variirt.

Eine besondere Sculptur wird bei den Stereonemata der Peritricheen stets vermisst.

3. Die Coelonemata.

Hinsichtlich der Gestaltungsweise und der Anordnung der Hohlröhren machen sich etwa drei Typen bemerkbar:

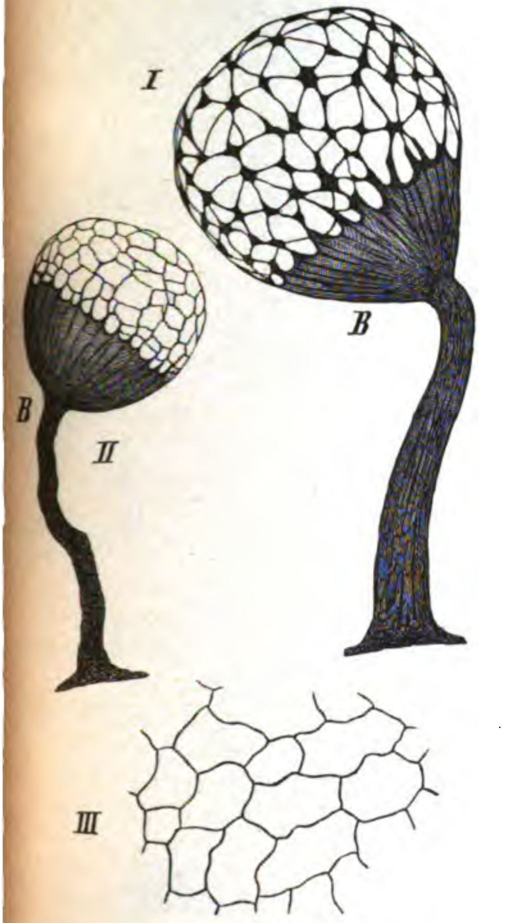
1. Der Elateren-Typus[1]). Seine Hohlröhren sind frei, d. h. nicht mit der Sporencystenwand in Verbindung stehend, fast ausnahmslos an beiden Enden zugespitzt und hier solid, einfach oder nur spärlich verzweigt und nur selten durch Anastomosen verbunden. Nimmt man hierzu noch die höchst eigenartige, in Form von Spiralfalten oder Spiralleisten auftretende Sculptur, so wird man eine gewisse äussere Aehnlichkeit dieser Gebilde mit den Schleuderzellen (Elateren) der Lebermoose nicht leugnen können, ganz abgesehen von der

---

[1]) Literatur: Hedwig, Observat. botanic. Fasc. I. Lipsiae 1802. — Schlechtendal, Ueber die Spiralfaserzellen bei Pilzen. Bot. Zeit. 1844. — Corda, Ueber Spiralfaserzellen im Geflecht der Trichien. Prag 1857. — Henfrey, Note on the Elaters of Trichia. Transact. of the Linn. soc. of Lond. Vol. 21. — Currey, On the spiral threads of the genus Trichia. Quart. Journ. of Microsc Science. 1854 u. 1857. — Wigand, Zur Morphologie u. Systematik der Gattungen Trichia und Arcyria (Pringsh. Jahrb. III.) — de Bary, Mycetozoen, pag. 25. — Rostafinski, Monographie. Taf. XII. — Strassburger, Entwickelungsgeschichte der Sporangien von Trichia fallax. Bot Zeit. 1884.

ähnlichen, später noch zu besprechenden physiologischen Bedeutung. Was die Verbreitung des Elaterentypus betrifft, so besitzen denselben nur die Trichiaceen *(Trichia* und *Hemiarcyria).*

Der Regel nach sind die Spiralen im BRAUN'schen Sinne rechts gewunden (d. h. sie gehen auf der dem Auge zugewandten Seite von rechts nach links).



(B. 466.) Fig. 20.

I 65 fach. *Cribraria pyriformis* SCHRAD. Sein peripherisches Capillitium besteht aus kleinen eckigen Platten und radial zu diesen stehenden Leistchen. B der basale verdickte Theil der Sporocystenhaut. II 32 fach *Cribraria rufa* ROTH. An dem Capillitium fehlt die Plattenbildung. B Verdickte Basalhaut. III 65 fach. Fragment des Capillitiums von einer Frucht derselben Art.

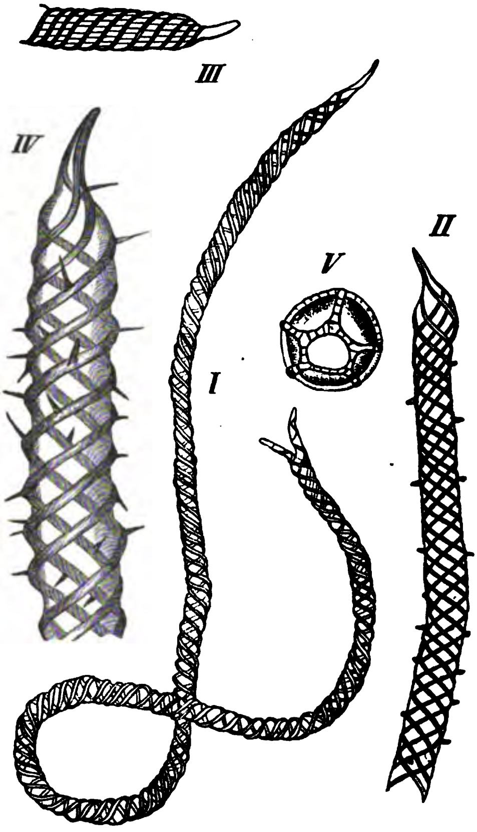
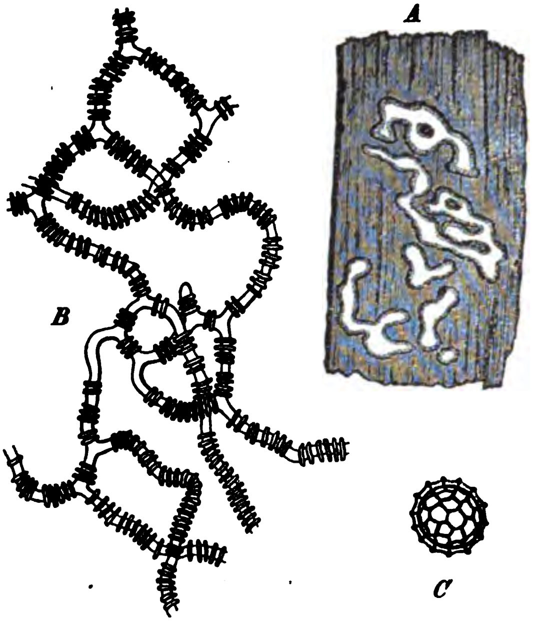


Fig. 21. (B. 467.)

Capillitiumröhren von Trichiaceen. I Röhre von *Trichia varia* mit 2 Spiralfalten. 390 fach (nach DE BARY), II Stück einer Röhre von *Trichia Jackii* ROST., mit 3—5 Spiralfalten. ca. 700 fach. III Endstück einer Röhre von *Tr. chrysosperma.* Zwischen den Spiralfalten noch feine Längsfalten oder Leisten. 600 fach, IV Stück einer Röhre von *Hemiarcyria rubiformis* PERS. mit 4 Spiralfalten, auf denen hie und da noch stachelförmige Fortsätze sitzen (nach ROSTAF., sehr stark vergrössert). V Spore von *Trichia Jackii* mit Netzleisten-Sculptur. 700 fach.

Je nach den Arten wechselt die Spiralenzahl zwischen 2 und 5. Zwei Spiralen besitzt z. B. *Trichia varia* PERS. (Fig. 21, I), 3—5 *(Tr. chrysosperma* BULL, *Tr. Jackii* ROST. (Fig. 21, II), *Tr. fallax* PERS., *Tr. fragilis* SOW., *Hemiarcyria clavata* (PERS.) etc. Die oft an derselben Röhre vorkommenden Schwankungen in der

Zahl erklären sich einerseits aus Gabelungsvorkommnissen und andererseits daraus, dass hin und wieder eine Leiste nur bis auf eine gewisse Strecke hin fortgeführt wird. Eine Complication in der Sculptur kann dadurch eintreten, dass zwischen den Spiralfalten oder Leisten feine brückenartige Fältchen oder Leistchen auftreten, welche gewöhnlich in Richtung der Längsachse der Röhren verlaufen und brückenartige Verbindungen zwischen je 2 Spiralen herstellen *(Tr. chrysosperma)* (Fig. 21, III), oder aber es treten ausser Spiralen noch wärzchen- oder stachelartige Erhabenheiten auf *(Hemiarcyria serpula, H. rubiformis* [PERS.] etc.), die dann gewöhnlich auf den Spiralen selbst stehen (Fig. 21, III).



(B. 468.) Fig. 22.

Cornuvia serpula WIGAND. A Lohefragmentchen mit Früchtchen und Plasmodiocarpien. 10fach vergr. B Fragment des Capillitium-Systems. Dasselbe ist netzartig, die Röhre überall gleichweit cylindrisch, mit zierlichen, meist in Gruppen stehenden Ringfalten versehen. C Spore mit ihrer netzfaltigen Oberfläche (die beiden letzten Fig. 750fach vergr.).

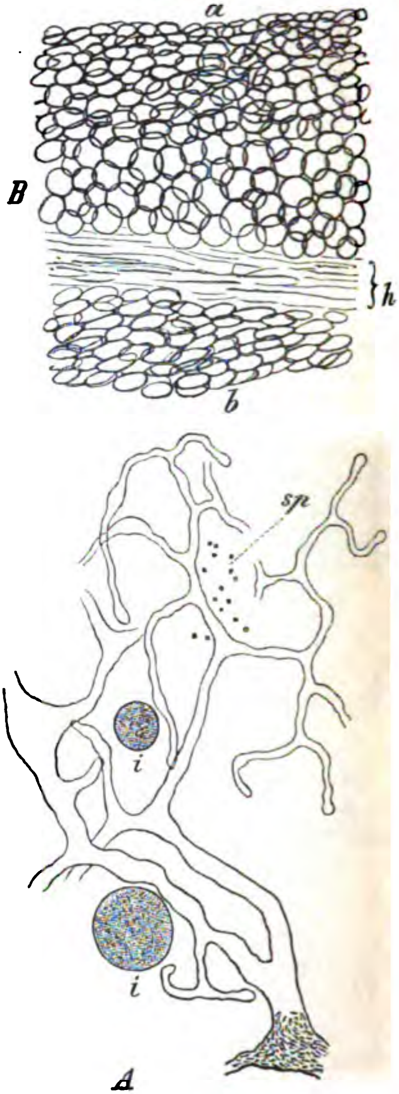


Fig. 23. (B. 469.)

Lycogala flavo-fuscum EHRENB. A Stück einer verzweigten Capillitium-Röhre, sp die Spore, i Excretführende Blasen (ca. 50fach). B Querschnitt durch ein Stückchen der Rinde. Man sieht, dass dieselbe aus vielen Schichten blasenartiger Gebilde zusammengesetzt ist. Nach der Aussenseite a der Frucht und nach der Innenseite b hin sind die blasigen Elemente in radialer Richtung mehr oder minder zusammengedrückt. Den mittleren Theil des Schnittes durchsetzt (bei h) eine Lage erstarrten Hyaloplasmas.

Innerhalb der Sporocysten liegen die Hohlröhren meistens in grosser Anzahl bei einander und zwar als vielfach durcheinander gekrümmte, schleifenbildende Fäden (Fig. 21, I). Ziemlich spärlich trifft man sie bei *Trichia chrysosperma* BULL. (wenigstens in manchen Früchten).

2. Der Arcyrientypus oder Netztypus. In seiner reinsten Form erscheinen

die Röhren in allen Theilen gleichweit cylindrisch oder stumpf dreikantig, mit ihren freien Enden der Membran angeheftet und durch zahlreiche Anastomosen zu einem einheitlichen, reich- und relativ engmaschigen Netz verbunden. Als eine weitere Eigenthümlichkeit kommt hinzu, dass die Sculptur niemals in Form von Spiralfalten oder Spiralleisten, sondern entweder in Form von vollständigen oder unvollständigen Ringfalten, oder in Gestalt von Stacheln, resp. Wärzchen, seltener von Netzleisten vorkommt. Charakteristisch ist dieser Typus für gewisse Arcyriaceen *(Arcyria* und *Cornuvia)* und für die Perichaenaceen, doch muss bemerkt werden, dass in der letzteren Familie bereits gewisse Modificationen auftreten, der Art, dass die typische Cylinderform der Röhren nicht immer gewahrt wird und auch die Netzbildung theilweise zurücktritt oder ganz fehlt, wodurch entfernte Anklänge an den erstgenannten Typus entstehen.

Während die Ringfaltenbildung bei *Cornuvia serpula* Wigand, zu schönster Ausbildung gelangt (Fig. 22, B), finden sich Halbringe bei *Arcyria punicea,* Netzleisten bei *Arcyria dictyonema* Rost., Stacheln bei *Arcyria Oerstedtii* Rost., Wärzchen bei *Lachnobolus circinans* Rost., *Arc. Friesii* Berk und Br. u. s. w.

3. Der Strauchtypus. Er tritt zu dem vorhergehenden durch zwei Momente in Gegensatz: Das eine liegt darin, dass die Röhren mehr oder minder auffällige Ungleichheit bezüglich der Weite ihres Lumens besitzen, das andere darin, dass sie unregelmässig strauchartig verzweigte Systeme mit oder ohne Anastomosen bilden. Dieser Typus ist gleichfalls bei Arcyriaceen *(Lycogala)* und bei den Reticulariacen *(Reticularia)* zu finden, Am prägnantesten erscheint er jedenfalls bei *Lycogala flavo-fuscum* Ehrb. (Fig. 23, A). Auch die Sculptur ist, wenn überhaupt vorhanden, eine andere, als beim Arcyriaceentypus.

D. Sporen.

1. Gestalt. Grösse. Zahl. Bau.

Innerhalb der Gruppen der höheren Mycetozoen treten die Sporen, sofern sie isolirt vorkommen, stets in Kugelform auf und nur *Aethaliopsis stercoriformis* Z. macht durch ihre ellipsoïdischen Sporen eine Ausnahme[1]). Wo sie zu mehreren zu geschlossenen Complexen vereinigt sind, werden sie (ähnlich dem *Sorisporium* unter den Brandpilzen), an den Berührungsstellen infolge gegenseitigen Druckes stark abgeplattet, was sehr selten und zwar soweit bekannt, nur bei *Enteridium olivaceum* und *Reticularia Lycoperdon* (Fig. 16, D) vorkommt.[2]) Innerhalb der Gruppe der Monadinen erscheint die Sporenform theils kugelig, theils ellipsoïdisch. Bei einer grossen Anzahl von niederen sowohl als von höheren Mycetozoen findet man ausnahmsweise, bald vereinzelt, bald in grösserer Zahl unregelmässige Sporenformen: So nach meinen Beobachtungen, namentlich bei manchen Vampyrellen, bei *Chondrioderma difforme, Tubulina cylindrica, Perichaena corticalis, Trichia chrysosperma* u. A.

In der Abtheilung der höheren Mycetozoen entspricht der Constanz in der Form eine gewisse Constanz in der Grösse der Sporen, sodass man die letztere in der Regel als Unterscheidungsmerkmal der Arten verwenden kann. Anders verhalten sich in dieser Beziehung die niederen Mycetozoen, wo — in der Regel wenigstens — die Sporengrösse in weiteren oder engeren Grenzen zu schwanken pflegt, mithin bei Artunterschieden nicht oder nur in beschränkter Weise Verwendung finden kann.

---

[1]) Die Dictyosteliaceen und Ceratien-Sporen, die an dieser Stelle eigentlich nicht in Betracht kommen, da sie nicht in Sporocysten gebildet werden, haben die gleiche Form.

[2]) Nach Göbel's eben erschienener Mittheilung sind auch die Sporen von *Tetramyxa parasitica* zu mehreren, nämlich in Tetraden vereinigt.

Im Durchschnitt weisen die Sporen der höheren Mycetozoen geringeren Durchmesser, als die der niederen auf. In Bezug auf jene ist zu bemerken, dass die Physaraceen, Didymiaceen, Amaurochaeten, Trichien relativ grosse (etwa 12—20 μ messende), die Cribrariaceen, Stemoniteen, Liceaceen ziemlich kleine (meist nur 5—9 μ betragende), die Lycogalen die kleinsten (3—6 μ) Sporen besitzen. Unter den erstgenannten Gruppen treten die Badhamien als die grösstsporigen auf.

Die abnorm gestalteten Sporen von *Chondrioderma difforme*, *Tubulina cylindrica*, *Perichaena corticalis*, *Trichia chrysosperma* u. A. erreichen meist auch auffällige Dimensionen. (Während z. B. die normalen Sporen von *Trichia chrysosperma* 11—15 mikr. messen, erreichen die abnormen einen Diameter von 60 mikr.).

In den Früchten der höheren Mycetozoen werden die Sporen im Allgemeinen in beträchtlicher Anzahl erzeugt. Grosse mehrere Centimeter im Durchmesser haltende zusammengesetzte Früchte, wie wir sie z. B. bei *Lycogala flavofuscum*, *Reticularia Lycoperdon*, *Amaurochaete atra*, *Aethalium septicum* antreffen, können Hunderttausende, vielleicht Millionen von Sporen produciren (zumal wenn letztere, wie bei *Lycogala*, ziemlich geringe Dimensionen besitzen).

Im Gegensatz dazu bilden die Sporocysten der Monadinen nur eine geringe Anzahl Sporen, meistens nur eine *(Pseudospora, Vampyrella)* oder wenige (eine mehrsporige Varietät von *Pseudospora infestans*, *Enteromyxa paludosa* etc.). In der ganzen Gruppe der Mycetozoen sind die Sporen einzellig. Die Membran erscheint als derbe continuirliche Haut, die in den bei weitem meisten Fällen keinerlei Lamellenstruktur erkennen lässt. Eine deutliche Differenzirung in zwei Schichten, deren äussere als *Exosporium (Exine)* und deren innere als *Endosporium (Intine)* zu deuten wäre, kommt bei den höheren Mycetozoen gar nicht, bei den niederen nur bei wenigen Arten mit dickwandigen Sporen vor.[1] Bildung besonderer Austrittsstellen in Form von Poren oder Deckelchen ist eine seltene Erscheinung, die bisher nur bei einer Art, *Pseudosporidium Brassianum* beobachtet ward, wo die Membran mit einem Deckelchen versehen erscheint (Fig. 24, XIV bei o).

Die Oberfläche der Membran bleibt in manchen Fällen glatt, namentlich bei den Monadinen, in anderen nimmt sie eine besondere, den Kryptogamensporen ähnliche Sculptur an, die theils in Form von Wärzchen oder Stacheln, theils in Form von Leisten auftritt, die meistens zu einem bald engeren, bald weiteren Maschennetz *(Cornuvia serpula* (Fig. 22, C), *Trichia chrysosperma* (Fig. 21, V) verbunden werden und ihrerseits wieder mit Wärzchen oder Stacheln besetzt sein können.[2] Gewöhnlich ist die Sculptur gleichmässig über die ganze Oberfläche gelegt, und nur als Ausnahmefall bleibt eine Hälfte ganz frei von ihr. Eben so selten ist bilaterale Ausbildung der Sculptur. Sie findet sich z. B. bei *Reticularia Lycoperdon* (Fig. 16, D) und *Haplococcus reticulatus* Zopf, wo eine Seite der Spore bloss Netzleisten, die andere ausser dieser Form noch in Pole zusammenstossende Leisten zeigt, wodurch eine gewisse Aehnlichke mit manchen Farnsporen hervorgerufen wird.

---

[1] Ich fand solche Mycetozoen als Schmarotzer in den Oosporen von Oedogonien, Vaucherien etc.

[2] Ob die Leisten eher als Faltungen denn als Verdickungen aufzufassen sind, ist wohl fi *Trichia* und *Cornuvia* zu bejahen.

Fast immer rührt das Colorit der Sporen von einer Tinction der Membran her, so bei allen bekannten höheren Mycetozoen; hie und da bei niederen Formen verdankt die Spore ihre Färbung dem Inhalt (*Vamprella Spirogyrae* z. B.). Eine ganze Gruppe der Eumycetozoen zeichnet sich durch kräftiges dunkles Colorit (Violett oder Violettbraun) aus. Es ist dies die Gruppe der Stereonemeen (Physaraceen, Didymiaceen, Spumariaceen, Amaurochaetaceen). Diluirte und meist hellere Färbungen findet man bei den Peritricheen (Cribrariaceen) und Coelonemeen (Trichiaceen, Arcyriaceen, Liceaceen, Perichaenaceen).

Was die chemische Beschaffenheit der Membran betrifft, so zeigt sie bei zartwandigen, farblosen oder nur diluirt gefärbten Sporen z. B. von *Lycogala epidendrum*, von manchen Arcyrien, von *Trichia varia* mit Jod und Schwefelsäure Celluloseähnliche Reaction; auch die Sporenhäute mancher Monadinen, wie der Vampyrellen und Verwandter sind cellulosehaltig. Nach Häckel ist die Sporen-Membran von *Myxastrum radians* verkieselt. Dem Sporenplasma eingelagert finden sich mitunter Fremdkörper von meist bräunlicher Färbung. Sie sind als unverdaute Ingesta-Reste anzusprechen. Bei der Bildung der Sporen wurden sie zufällig mit eingeschlossen. Soweit mir bekannt kommen in der Gruppe der niederen Mycetozoen derartige Einschlüsse nicht vor. Hier werden die unverdaulichen Reste vor der Sporenbildung stets aus dem Plasma ausgeschieden. Wohl aber kann man sie bei den höheren Pilzthieren beobachten. So traten sie mir z. B. in abnorm grossen Sporen von *Chondrioderma difforme (= Didymium Libertianum)* häufig entgegen und zwar in Form 1—2 dicken, bräunlichen, von einer Vacuole umschlossenen Klumpen. In normal grossen Sporen jener Species fand ich sie ebenfalls, nur zeigten sie hier entsprechend geringere Dimensionen und kamen stets in der Einzahl vor. Aehnliche Beobachtungen theilte bereits de Bary mit, doch ohne auf die Deutung der Einschlüsse einzugehen.

Bei einigen Repräsentanten der Monadinen-Gruppe konnte ich im Sporenplasma regelmässig stark lichtbrechende krystallähnliche Körper nachweisen, die sich in ziemlich concentrirter Salzsäure ohne Gasentwicklung lösten und wahrscheinlich Krystalle von oxalsaurem Kalk darstellen (Fig. 35, F). Sie fanden sich auch in der Amoebenform vor (Fig. 35, E).

In den Sporen der Mycetozoen findet sich, wie in allen Kryptogamen-Sporen stets eine grössere oder geringere Menge von Reservestoffen aufgespeichert, welche als Bildungs- und Ernährungsmaterialen für die beim Keimungsprocesse entstehenden Zellen (Zoosporen oder Amoeben) Verwendung finden. Dieses Reservematerial kommt in 2 Formen vor, nämlich als feinere oder gröbere, mehr oder minder stark lichtbrechende Körnchen, oder in Gestalt relativ grosser stark lichtbrechender Massen von Tropfenform. Die chemische Natur dieser Massen bleibt noch zu ermitteln. In grösseren Mengen verdecken dieselben ganz oder theilweis den übrigen Inhalt, insbesondere auch den so schwach lichtbrechenden, relativ kleinen Kern, den sie übrigens vollständig umkapseln können. Der Nachweis dieses letzteren Körpers wird dadurch natürlich sehr erschwert. Wie ich an verschiedenen Monadinen constatiren konnte, macht das Reservematerial unter gewissen Verhältnissen Wanderungen vom Centrum nach der Peripherie, auch können Verschmelzungen und Theilungen der Körner und Tropfen vorkommen.

Folgende Beispiele mögen zur Erläuterung des Dargelegten dienen: Der in

Cladophora lebende *Gymnococcus perniciosus* Zopf zeigt in jungen Sporen das Reserveplasma in Form von Körnchen, welche in dichter Lagerung den übrigen Inhalt in Form eines peripherischen Mantels umkleiden. Zur Zeit, wo die Reife eingetreten, fand ich diese Körner zu einem einzigen grossen Tropfen zusammengeflossen. Aehnlich verhielten sich *Diplophysalis stagnalis* und *Nitellarum*, sowie *Pseudospora parasitica.* Bei *Pseudospora aculeata* Zopf lagert sich das Reservematerial polar in Form zweier Menisken. *Gymnococcus spermophilus* Zopf, in Sporen von *Cylindrospermum*, bildet einen sehr grossen excentrischen oder zwei minder grosse in den Brennpunkten des Ellipsoïds liegende Tropfen. Sie wandern später den Polen zu, Meniskenform annehmend, und jetzt kann man den früher verdeckten, schön amoeboïden Kern in seinen Bewegungen beobachten.

Die Sporen von *Vampyrellidium vagans* Zopf enthalten als Reservematerial feine Körnchen, die auch bei längerem Eintrocknen niemals zu grösseren Massen zusammenfliessen.

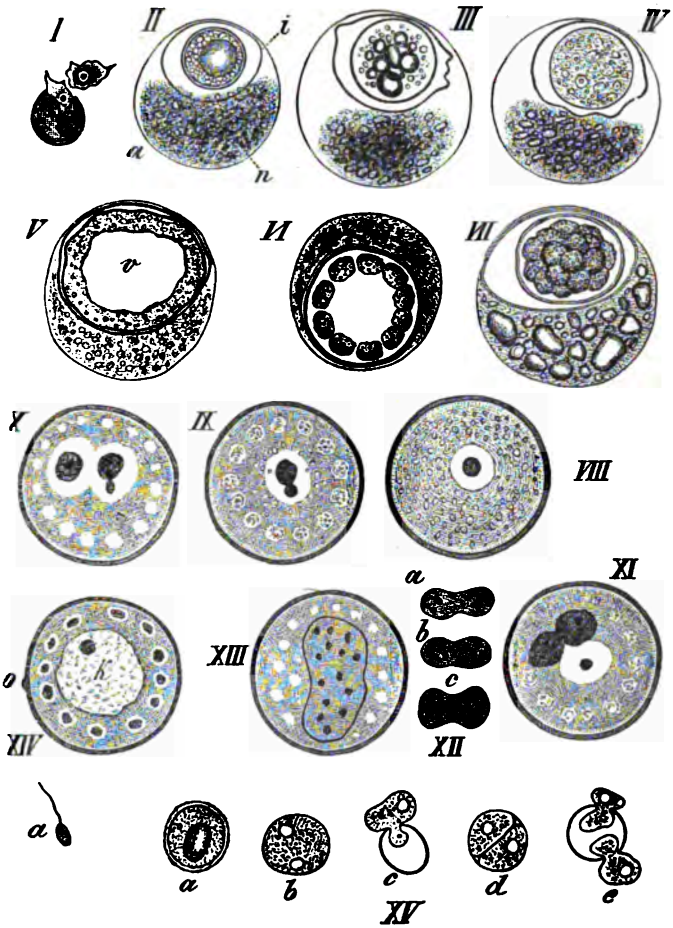
2. Keimung[1].

Am längsten bekannt und genau für eine ganze Anzahl von Formen namentlich durch de Bary untersucht sind die Keimungserscheinungen bei den höheren Mycetozoen. Sie treten hier in einer gewissen Einfachheit auf, sind leicht zu erzielen und in ihrem Verlauf ohne Schwierigkeiten zu beobachten. Man braucht nur Sporen irgend welcher Art auf ein für sie passendes, vorher angefeuchtetes Substrat auszusäen, so wird man meistens schon nach 6—24 Stunden zum Resultate kommen. Die Spore schwillt zunächst durch Imbibition von Wasser etwas auf, gleichzeitig treten 1—2 kleine contractile Vacuolen auf. Endlich platzt infolge des Druckes der Plasmamasse die Sporenhaut, und der Inhalt schlüpft in Form von einem (seltener 2) Schwärmern durch den Riss aus. Enthält das Schwärmerplasma unverdaute Nahrungsreste, so werden diese vor dem Ausschlüpfen abgeschieden. Die meisten Monadinen weisen complicirtere Keimungsverhältnisse auf, doch sind nur wenige Formen bisher genauer untersucht.

Was die Frage nach dem Verhalten solcher Sporen betrifft, welche reich an Reservematerial sind, so lässt sich diese für *Diplophysalis Nitellarum*, wo ich sie untersuchte, folgendermassen beantworten. Das Reservematerial ist hier vorhanden in Form eines grossen centralen oder excentrischen, oft das Lumen der Zelle fast ausfüllenden Körpers, der den Kern vollständig verdeckt (Fig. 24, II). Die Keimung wird dadurch eingeleitet, dass dieser Körper sich auflöst in kleinere (Fig. 24, III), zuletzt in sehr kleine Theilchen, welche das Plasma nun gleichmässig durchsetzen (Fig. 24, IV). Um diese Zeit vergrössert sich das Volumen der Zelle nicht unbeträchtlich und die Membran wird dünner. Später nimmt die Aufschwellung häufig so bedeutend zu, dass die secundäre Sporocystenhaut ganz von der Spore ausgegefüllt erscheint und nun beide Häute wie eine erscheinen (Fig. 24, V, VI). Darauf tritt in dem körnigen Plasma eine Abscheidung von wässriger Flüssigkeit auf, welche sich in Bildung von Vacuolen documentirt. Durch Zusammenfliessen der letzteren entsteht eine grosse centrale Vacuole (Fig. 24, V v) und damit wird das Plasma zu einem dicken, hohlkugelförmigen Wandbeleg. Durch Zerklüftung desselben werden je nach der Grösse der Sporen 20—40 Portionen gebildet, deren jede einem Schwärmer entspricht (Fig. 24, VI, VII). Diese durchbohren an den verschiedensten Stellen die Sporenhaut und die um-

---

[1] Literatur: de Bary, Mycetozoen, pag. 79. — Cienkowski, Das Plasmodium (Pringsh. Jahrb. III). — Brass, Biologische Studien, Heft 1, pag. 70—74. — Borzi, *Protochytrium Spirogyrae*, Nuov. Giorn. bot. ital. Vol. XVI, Heft 1.



(B. 470) Fig. 24.

Auskeimung der Sporen. I 390fach. Spore von *Chondrioderma difforme (Did. Libertianum)*, in der Auskeimung begriffen. Aus der geplatzten Haut tritt soeben eine Zoospore aus, eine zweite ist bereits ausgeschlüpft. Der rundliche zurückbleibende Körper ist ein Schleimklümpchen (nach de Bary). II—VII Sporocysten mit Dauersporen von *Diplophysalis Nitellarum* Cienk. in den verschiedenen Stadien der Auskeimung. 540 fach. Zwischen der äusseren primären (a) und der inneren, secundären (i) Cystenhaut liegen zur Seite geschoben Nahrungsreste (n), in allen Figuren zu sehen und aus verändertem Chlorophyll oder aus Stärke bestehend. II Vor der Keimung, im Innern der Dauerspore ist noch der grosse fettartige Körper zu sehen und peripherisch Reserveplasma in Körnerform. III Die fettartige Masse löst sich in grössere und kleinere Tropfen auf. IV Der Inhalt der Spore ist feinkörnig geworden. V Das Plasma hat sich infolge der Bildung einer grossen Vacuole v wandständig gelagert) optischer Durchschnitt). VI Der Wandbeleg in Schwärmer zerklüftet (optisch. Durchschn.). VII Maulbeerartiger Schwärmerhaufen von oben gesehen. VIII—XIV *Pseudosporidium Brassianum* Zopf (stark vergr.; nach Brass). Dauersporen in verschiedenen Stadien der Auskeimung. VIII Das Plasma ist noch gleichmässig körnig. IX Das Plasma ist peripherisch in helle Kugeln zerfallen; neben dem Kerne tritt eine grössere Kugel von stark chromatinhaltiger Substanz auf. Die Kugel hat sich abgelöst und es wird eine zweite in der Nähe des Kerns abgeschieden. XI Beide verschmelzen. XII a Die beiden Körper sind zu einer Bisquitfigur verschmolzen, in der lebhafte Kerntheilung stattfindet. b c Es sind bereits 9 Kerne gebildet. XIII Der Körper ist gross schuhsohlenförmig und chromatinärmer geworden; er enthält 14 Kerne. XIV Spore im optischen Durchschnitt. Im Centrum der alte Kern k, peripherisch die noch nicht ganz ausgebildeten Schwärmer mit ihren Kernen; o Austrittsstelle, durch ein Deckelchen verschlossen; a ein freier Schwärmer. XV *Protomonas Spirogyrae* Borzi Keimungsstadien der Dauersporen, 350fach, nach Borzi. a Spore mit dem grossen Fettkörper. b Der Körper hat sich aufgelöst upd es sind 2 Vacuolen aufgetreten. c Der Inhalt hat sich zu einer eben ausschlüpfenden Amoebe umgebildet. d Theilung des Sporeninhalts in 2 Amoeben. e Ausschlüpfen desselben.

gebenden Cystenhäute und gelungen so ins Wasser. Das Verhalten des Sporen-Kernes während der Keimungserscheinunen zu studiren, verhindert leider das massige Reservematerial.

Unter den niederen Mycetozoen zeigen nur wenige die einfache Keimungsweise der höheren: so *Vampyrellidium vagans* (unter den Vampyrelleen), dessen Sporeninhalt ohne weitere besondere Vorbereitungen zur Amoebe wird.

Der gleichfalls einfache Keimungsprocess von der Pferdemist bewohnenden

Bursulla crystallina SOROKIN hat insofern etwas ganz Eigenthümliches, als das Keimungsprodukt sich sofort zur Amoeben erzeugenden Zoocyste umformt. Der Vorgang stellt sich nach SOROKIN's Untersuchungen in der Weise dar, dass der Sporeninhalt aus der gesprengten Haut heraustritt und sofort zu einem gestielten Körper umgeformt wird, der sich mit Membran umgiebt und später sein Plasma zu Amoeben umbildet.[1]

Einen eigenthümlichen Modus der Dauersporen-Keimung hat BRASS beobachtet an einem nicht näher benannten *Mycetozoum*, das ich zu den Pseudosporeen stelle und als *Pseudosporidium Brassianum* bezeichnen will. Ich lasse die Beobachtung nach BRASS's Darstellung folgen: Man sieht an den Sporen (Fig. 24 VIII) central den Kern, um ihn herum helles Plasma (Ernährungsplasma) um dieses körniges Plasma (Nahrungsplasma) und peripherisch helles feinkörniges Plasma (Athmungsplasma). Bald beginnt das Nährplasma seine assimilatorische Thätigkeit, es durchsetzt die ihm zunächst liegende Partie des Nahrungsplasmas, verdaut die Körner in demselben und bewirkt schliesslich eine ganz feinkörnige Ausbildung desselben. Dieser Prozess vollzieht sich bei etwa 16° schon innerhalb 12 Stunden. Dabei wird der Kern heller und hebt sich nicht mehr so scharf vom umliegenden Nährplasma ab. Nun bilden sich in kurzer Entfernung von der Cystenwand kleine kugelige Plasmaballen, welche in geschlossener Schicht die centralen Plasmamassen umlagern (Fig. 24, IX). Sodann tritt eine eigenthümliche Neubildung in der Nähe des Kerns auf. Neben dem letzteren entsteht nämlich ein zunächst kleiner, kernartiger Körper von starkem Lichtbrechungsvermögen (Fig. 24, IX). Derselbe rückt gegen den Kern hin, worauf letzterer amoeboïde Bewegungen ausführt, wie wir sie bei der Kerntheilung kennen lernten. Nachdem jener kugelige Körper beträchtlich gewachsen ist, entfernt er sich vom Kern (Fig. 24, X) und man bemerkt nun in jenem einen kleinen Kern. Dicht neben dem primären Kern bildet sich dann ein zweiter kugeliger Körper (Fig. 24, XI). Beide Körper wachsen nun unter Nahrungsaufnahme schnell, rücken gegen einander und verschmelzen sodann zu einem bisquitförmigen Körper (Fig. 24, XII). Gewöhnlich sind kurz vor dieser Verschmelzung aus dem Kern des zuerst gebildeten Körpers zwei neue Kerne hervorgegangen, so dass die bisquitförmige Figur 3 Kerne aufweist.

Färbt man die Dauerspore, die das letztere Stadium zeigt, nach Fixirung mit Chromsäure durch Borax-Carmin, so findet man, dass sich die peripherischen Schichten nur ganz blass färben, der ursprüngliche Amoebenkern eine tief dunkle Färbung zeigt, die bisquitförmige Figur sich in einem Mitteltone färbt, während die Kerne in derselben tief-dunkelrothe Tinction erfahren. Dem neuen Plasmakörper fällt nach BRASS die Function der Fortpflanzung, der Schwärmerbildung zu (Fortpflanzungsplasma). Auffällig sind die amoeboïden Bewegungen, welche zum Zweck der Aufnahme von Nahrungsplasma, welches sich in Ballen peripherisch abgeschieden hat, dienen. Infolge dieser Nahrungszufuhr vergrössert er sich, während gleichzeitig die Zahl seiner Kerne sich mehrt. Die Vergrösserung schreitet schliesslich so weit, dass er das centrale Plasma in Kugelschalenform umlagert. Um jeden Kern sieht man jetzt eine helle Plasmazone (XIV), da wo diese Plasmazonen aneinander grenzen, ist feinkörniges Plasma vorhanden. Jede Plasmaportion mit ihrem Kern wird zu einem Schwärmer.

Nach den Beobachtungen des genannten Autors bleibt während der Entwicklung der für die Schwärmsporenbildung bestimmten Kerne merkwürdiger Weise der ursprüngliche Kern des Individuums sammt dem umgebenden Nährplasma bestehen (Fig. 24, XIV k). Erst später verschwinden beiderlei Inhaltstheile, indem sie zur Ausbildung der Schwärmsporenschicht aufgebraucht werden, so dass schliesslich nur noch ihre körnigen Reste vorhanden sind. Ob der soeben geschilderte, höchst eigenartige Modus der Dauersporen-Keimung auch bei anderen niederen Mycetozoen zu finden, bleibt noch zu ermitteln.

---

[1] Siehe die bei *Bursulla* stehenden Figuren u. Erkl.

Endlich hat Borzi[1]) den Keimungsvorgang von *Protochytrium Spirogyrae (Protomonas Spirogyrae)* näher studirt. Hier wird der grosse fettreiche Körper inmitten der Dauerspore (Fig. 24, XV a) aufgelöst und in der Plasmamasse fein vertheilt; dann treten ein bis zwei Vacuolen auf (XV b), und endlich theilt sich der Inhalt, sofern er 2 Vacuolen enthält, in 2 Theile (XV d). Sie werden zu Amoeben und durchbohren die Membran an 2 verschiedenen Punkten (XV e) oder an derselben Stelle. Das Verhalten des Kernes während dieses ganzen Prozesses ist noch unbekannt. Vor oder während der Keimung wird die Sporocystenhaut aufgelöst und die Spore auf diese Weise frei.

II. Das Plasmodiocarp.

Wie schon ältere Botaniker (Batsch, Persoon, Nees etc.) constatirten, bilden manche Mycetozoen Früchte, welche bezüglich ihrer äusseren Ausgestaltung stehen bleiben auf einer dem Plasmodium entsprechenden Formstufe, während sie bezüglich ihrer inneren Structur und Ausbildung durchaus auf der Höhe gewöhnlicher einfacher Sporocysten bleiben. Man bezeichnet solche plasmodienartigen Früchte mit Rostafinski[2]) als Plasmodiocarpien (Plasmodienfrüchte) oder mit jenen Botanikern als Serpula-Formen. Sie zeigen jedoch, wie

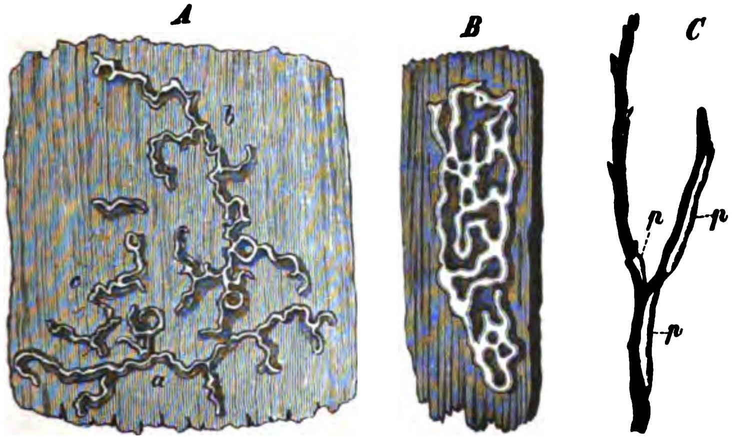


Fig. 25. (B. 471.)

A Rindenstück mit drei Plasmodiocarpien (a b c) von *Physarum sinuosum* Bull., deren Seitenzweige frei sind (nat. Grösse). B Plasmodiocarp von *Hemiarcyria serpula* Scop. einem Holzstückchen aufsitzend. Unregelmässig verzweigt, durch vielfache Anastomosenbildung ein einheitliches Netz bildend (ca. 10 fach). C Zweigstück mit drei Plasmodiocarpien (p) von *Lepidoderma Carestianum* Rabenh., einfache, d. h. unverzweigte, flache Polsterchen darstellend (nat. Gr.).

---

[1]) *Protochytrium Spirogyrae*, Nuov. Giorn. bot. ital. Vol. XVI. 1884. No. 1.

[2]) Versuch eines Systems der Mycetozoen.

es scheint, niemals die durch so reiche Zweig- und Anastomosenbildung bedingte gewöhnliche Plasmodienconfiguration. Vielfach vereinfacht sich der Plasmodiumkörper vor der Fructification wesentlich und zwar durch möglichstes Einziehen der Zweige und Anastomosen und so treffen wir die in Rede stehende Fructification meist nur in einfacher Schlauch- oder Wurmform oder in wenig verzweigten Adersystemen an, die meistens infolge von Anastomosenbildung mehr oder minder ausgesprochenen Netzcharakter tragen. (Die umstehende Fig. 25, sowie Fig. 22, A bringen diese Verhältnisse zur Anschauung. Siehe Erkl.) Da die Plasmodien bei derselben Art bald klein, bald gross ausfallen und häufig sich vor der Fructification fragmentiren, so wird natürlich auch in der Grösse der Plasmodienfrüchte bei derselben Art eine grössere Variation stattfinden (wie schon Fig. 25, A abc andeutet). Was die Verbreitung der Plasmodiocarpien innerhalb der Gruppe betrifft, so fehlen sie den Monadinen und unter den Eumycetozoen den Sorophoreen und Exosporeen ganz, während sie unter den Endosporeen nicht allzuselten vorkommen, den Peritricheen mangeln sie indessen ganz. Unter den Endotricheen wurden sie bei 8 Genera gefunden, die sich auf 6 Familien vertheilen:

Coelonemeen;	Trichiaceen:	*Hemiarcyria Serpula.* *Hemiarcyria rubiformis, forma plasmodiocarpia.*
	Arcyriaceen:	*Cornuvia Serpula.*
	Perichaenaceen:	*Perichaena corticalis.*
	Liceaceen:	*Licea.*
Steronemeen;	Physareen:	*Physarum sinuosum*, *gyrosum* Rost; *leucophaeum* Fr., γ *flexuosum* Rost., *Ph. Schumacheri*, ε *compactum* Rost.
	Didymiaceen:	*Didymium complanatum* Batsch, *dubium* Rost., *squamulosum* A. u. S., *forma* δ Rost. — *Chondrioderma anomalum* Rost., *reticulatum* Rost., *Lepidoderma Carestianum* Rabenh.

Sie sind aber keineswegs immer die ausschliessliche Form der Fructification, denn einzelne der genannten Arten bilden daneben auch noch gewöhnliche Sporocysten; für einige Species scheint die Plasmodiocarpienbildung indessen die Regel zu sein (*Hemiarcyria Serpula,* Fig. 25, B).

III. Der Fruchtkörper (Aethalium).

Begriff — Vorkommen — Habitus — Gefüge.

Unter einem Fruchtkörper (Aethalium Rostafinski) versteht man seit de Bary eigenthümliche Zusammenhäufungen von Einzelfrüchten in der Art, dass diese ihre Individualität mehr oder minder einbüssen und ein einheitliches, mehr oder weniger geschlossenes Gebilde zu Stande kommt. Diese Fruchtform repräsentirt mithin eine höhere Stufe der Fructification, als die durch die einfache Sporocyste angezeigte. Soweit unsere jetzigen Kenntnisse reichen, kommt sie nur der Gruppe der Endosporeen unter den höheren Mycetozoen zu, fehlt also den Sorophoreen, Exosporeen und allen Monadinen. Sie tritt nur sporadisch in den Unterabtheilungen jener Gruppe auf, wie folgende Uebersicht zeigt:

Peritricheen;	Clathroptychiaceen	*Clathroptychium rugulosum.* *Enteridium.*
	Cribrariaceen	fehlt.

Endotricheen;	Stereonemeen	Physaraceen	*Fuligo varians* u. *Aethaliopsis stercoriformis.*
		Didymiaceen	fehlt.
		Spumariaceen	*Spumaria alba* Bull.
		Stemonitaceen	fehlt.
		Enerthenemeen	fehlt.
		Amaurochaetaceen	*Amaurochaete atra.*
		Brefeldiaceen	*Brefeldia maxima.*
		Echinosteliaceen	fehlt.
	Coelonemeen;	Trichiaceen	fehlt.
		Arcyriaceen	*Lycogala epidendrum* u. *L. flavo-fuscum* Ehrb.
		Reticulariaceen	*Reticularia Lycoperdon* Bull.
		Liceaceen	*Lindbladia* u. *Tubulina cylindrica* Bull, *Tubulifera umbrina* Zopf.

Es giebt also unter den etwa 200 Arten der *Eumycetozoa* nur etwa 13 Aethaliumbildner.

Bezüglich des **Habitus** des Fruchtkörpers treten bei den verschiedenen

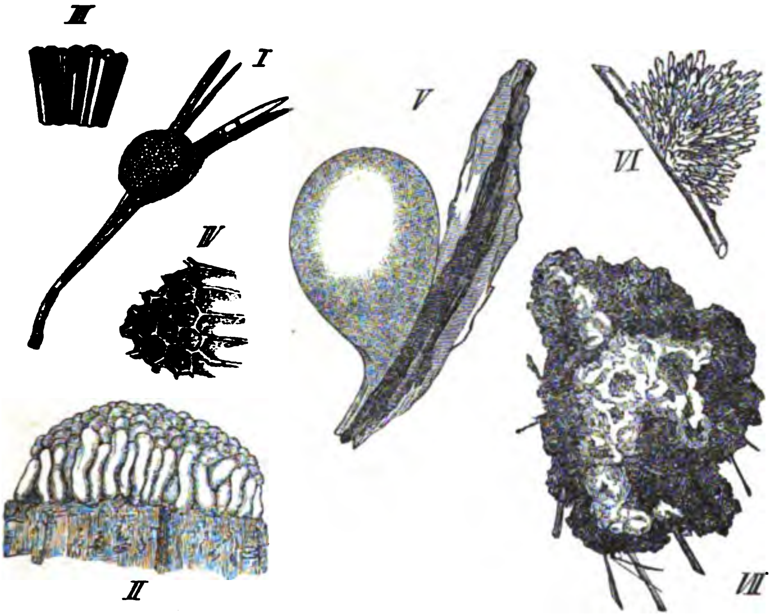
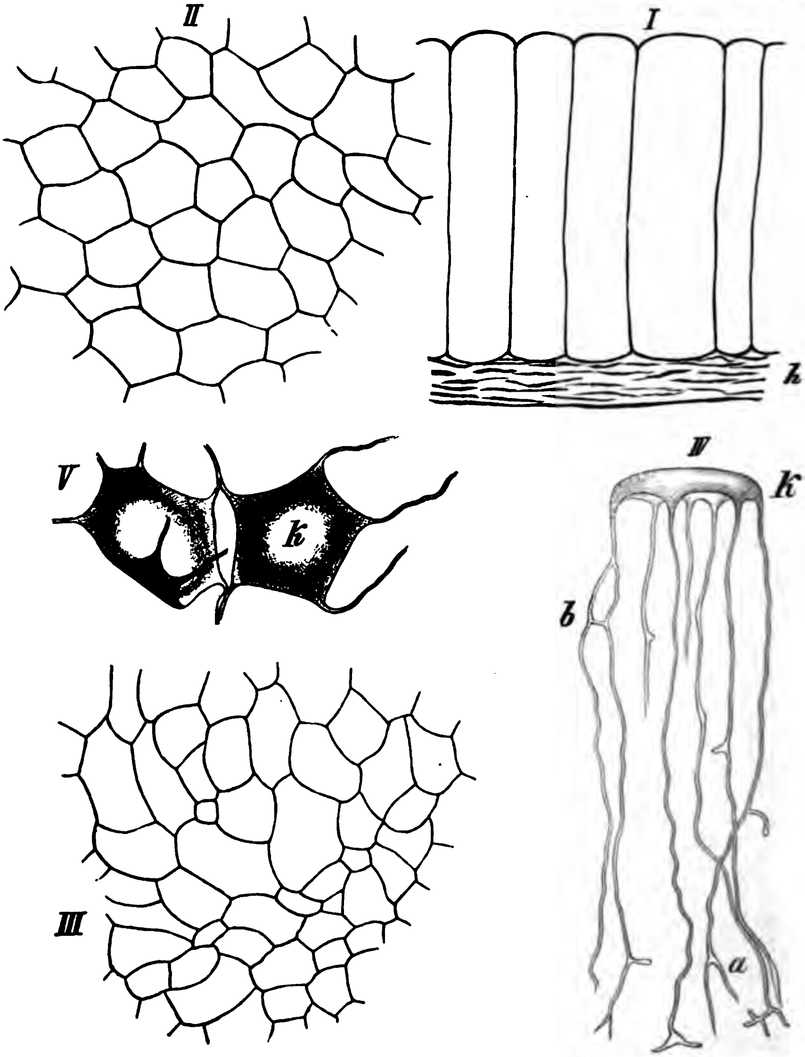


Fig. 26. (B. 472.)

Aethalienformen. I nat. Gr. Ein Aethalium (kleines Exemplar von *Tubulina cylindrica* Bull) auf Kiefernadeln. II etwa 10fach. Kleines Aethalium derselben Art von der Seite gesehen. Die dem Beschauer zugewandten peripherischen Elemente von unregelmässiger, wurstförmiger Gestalt. III Früchtchen aus dem Centrum der Wabe, von regelmässiger prismatischer Form 10fach. IV 15fach. Stückchen einer Wabe mit bereits geöffneten Früchtchen. V nat. Gr. Fruchtkörper von *Lycogala flavo-fuscum* Ehrb., einem Rindenstück aufsitzend, von Bauchpilz-(Bovist-) artiger Gestalt. VI strauchförmig verzweigter Fruchtkörper von *Spumaria alba*, nat. Gr. VII Fruchtkörper von *Aethaliopsis stercoriformis* Z. von unregelmässig-wurstartiger Form, nat. Gr.

Arten nicht unerhebliche Verschiedenheiten hervor. Die von *Clathroptychium* bilden niedrige Scheiben, die von *Enteridium, Tubulina* (Fig. 26, I II), *Lindladia, Tubulifera, Reticularia* (Fig. 16, C), *Amaurochaete, Brefeldia* Polster, die von *Fuligo* *varians* grosse kuchenförmige Massen, die von *Aethaliopsis stercoriformis* Hühnerkothartige Körper (Fig. 26, VII), die von *Spumaria alba* reich verzweigte strauchförmige Körper (Fig. 17, A, Fig. 26, VI), die von *Lycogala* endlich rundliche Gebilde von Bovistform (Fig. 26, V).

Nicht minder beachtenswerthe Differenzen stellen sich heraus bezüglich des



(B. 473.) Fig. 27.

Clathroptychium rugulosum WALLR. I 50fach. Verticalschnitt durch ein Aethalium, die prismatischen Früchte sind in eine Schicht geordnet, h Hypothallus. II 50fach. Stück eine Aethaliums, die Anordnung der Einzelfrüchtchen in der Ansicht von oben zeigend. III Stüc von demselben Aethalium, von der Unterseite gesehen, die Basaltheile der Früchtchen, in ähnliche Weise, wie bei II geordnet, 50fach. IV 100fach, ein Einzelfrüchtchen. Die untere Wandung ist wegpräparirt, von der oberen flach kappenförmigen k gehen nach der unteren 7 Capillitiumfasern, die den 7 Kanten der Frucht in ihrer Lage entsprechen. Die Wandung ist bereits obliterirt. Bei a Verzweigung, bei b Anastomosenbildung. V 100fach. Zwei Scheitelkappen, die eine k 5zipfelig, die andere 7zipfelig, mit Fragmenten ihrer Capillitiumfasern.

Gefüges der einzelnen Formen, über das man sich in den meisten Fällen ers auf Vertical- und Querschnitten, zum Theil auch in der Ansicht von oben ge nauer orientiren kann. Die einfachsten Fälle werden bei *Clathroptychium rugulosum* (Fig. 27) und *Tubulina cylindrica* (Fig. 26, II III) angetroffen, wo die Früchtchen in einer Lage senkrecht und lückenlos neben einander stehen (Bienenwabenform); durch gegenseitigen Druck erlangen sie prismenartige Gestalt (Fig. 18, I, Fig. 26, III). Minder regelmässig sind die Elemente in den Fruchtkörpern von *Fuligo varians* gelagert, woselbst sie vielfach durch einander gewundene oder verflochtene verzweigte und anastomosirende Schläuche darstellen, die theils lückenlos aneinander schliessen, theils kleine Lücken zwischen sich lassen (Geflechtform) (Fig. 29, ABC). Die Aethalien von *Spumaria alba* bestehen ferner, wie bereits angedeutet, aus unregelmässig-verzweigten Einzelfrüchtchen, die durch Anastomosen unter einander verbunden sind. Eine Verflechtung wenigstens der Endzweige findet in der Regel nicht statt, vielmehr bleiben die Zweige frei und so kommen strauchartige, an die Clavarien unter den höheren Pilzen erinnernde Aethalien zu Stande (Strauchform) (Fig. 26, VI, Fig. 17, A). Die reifen Aethalien von *Lycogala*, *Amaurochaete* etc. lassen ein auf ihre Zusammensetzung aus Einzelfrüchten hindeutendes Gefüge überhaupt nicht mehr erkennen, ein Umstand, der damit zusammenhängt, dass die Wandungen der Einzelfrüchtchen entweder gar nicht zur Ausbildung gelangen, oder doch frühzeitig obliteriren.

Die Aethalien erscheinen entweder hüllenlos (nackt) oder mit besonderer Hülle umgeben. Beispiele für den ersteren Fall liefern *Clathroptychium rugulosum* (Fig. 27, V), *Tubulina cylindrica* (Fig. 26, II), *Spumaria alba*, *Aethaliopsis stercoriformis*, *Lindbladia effusa*, für den letzteren *Amaurochaete atra*, *Brefeldia maxima*, *Tubulifera umbrina*, *Reticularia Lycoperdon*, *Fuligo varians* (Fig. 29, C D) und die *Lycogala*-Arten. Jene Hülle ist entweder eine einfache dünne Haut und dann durch Erstarrung des peripherischen Hyaloplasmas gebildet *(Amaurochaete atra)* oder eine sogenannte Rinde, die sich durch grössere Mächtigkeit und meist complicirten Bau auszeichnet (z. B. *Fuligo* [Fig. 29, D], *Lycogala* [Fig. 23, B]).

Uebrigens sind die Aethalien nicht scharf von Lagern der Einzelfrüchte zu trennen, wenn diese dicht zusammengelagert sind oder wie z. B. bei *Stemonitis* oder bei *Didym. physarioides* (Pers.) (Fig. 12, III) einem mehr oder minder stark entwickelten Hypothallus entspringen.

IV. Entwicklungsweise der Sporenfrucht.[1]

a) Entwicklung der einfachen Sporocyste.

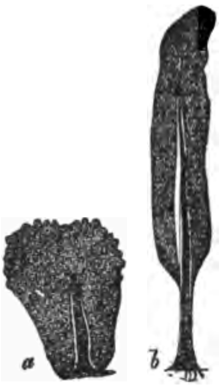
Der Entwickelungsgang gliedert sich, wie schon de Bary zeigte, in mehrere Phasen: die Formung der Frucht, Ausscheidung überflüssiger Stoffe aus dem Plasma, Bildung von Stiel und Sporocystenwand, Anlage und Ausbildung der Capillitien (nur bei den höheren Mycetozoen) und Sporenbildung.

In der Gruppe der Monadinen vollzieht sich der Formungsprocess fast stets in der Weise, dass die Amoebe oder das Plasmodium sich einfach durch allmähliche Einziehung aller Fortsätze zu einem einzigen rundlichen Körper gestaltet. Zu den Ausnahmen gehört *Enteromyxa paludosa* Cienk., deren relativ grosse, meist gestreckte Plasmodien nach Einziehung der Pseudopodien und Abscheidung einer sehr zarten Hülle in mehrere bis zahlreiche Stücke zerfallen, deren jedes sich zu einer eckigen Sporocyste formt. (Vergl. die später gegeb. Abb.)

---

[1] Literatur: de Bary, Mycetozoen, pag. 55 ff. Cienkowski, Beiträge zur Kenntniss der Monaden. Klein, Vampyrella. Haeckel, Studien über Moneren. de Bary, Morphol. u. Phys. d. Pilze, Flechten und Myxomyceten. pag. 309.

Innerhalb der Gruppe der höheren Mycetozoen, wo die Sporocysten stets nur aus Plasmodien, und zwar ziemlich entwickelten, entstehen, werden diese Früchte fast immer in der Mehrzahl angelegt. Doch lassen sich hier zwei, auch schon von älteren Botanikern, wie z. B. Fries, beobachtete Modi der ersten Formung auseinander halten. Der eine findet sich z. B. bei *Chondrioderma difforme* (Pers.). Hier treten gleichzeitig an verschiedenen Punkten des baum- oder netzförmigen Plasmodiums Anschwellungen auf, die sich durch allmähliches Zuströmen des Plasmas aus den benachbarten Plasmodiumsträngen vergrössern (*Leocarpus*, *Diachea*, *Physarum*-Arten, Didymien etc. gehören gleichfalls hierher). Der andere Modus kommt in schönster Ausprägung bei den *Stemonitis*-Arten und manchen Trichien vor, woselbst das Plasmodium den ursprünglichen, verzweigten Charakter aufgiebt, indem es sich zur einheitlichen, flach kuchenartigen Masse zusammenzieht, an deren Oberfläche sich nun dicht gelagerte papillenartige Anschwellungen bilden, welche sich bald darauf zu Sporocysten weiter entwickeln.



(B. 474.) Fig. 28. *Stemonitis ferruginea*, a junge Sporangiumanlage mit beginnender Bildung der Mittelsäule (12 fach). b Sporocyste nach vollendeter Gestaltung; Capillitium und Sporen noch nicht gebildet (15 fach). (Aus de Bary's Morphol. u. Biologie der Pilze.)

Für diese Stemoniten hat de Bary die Bildung von Stiel und Columella, eingehend untersucht: Nach Beginn der Formung tritt in der noch mit breiter kreisrunder Fläche dem Substrat aufsitzenden Sporocystenlage eine axile, hellbraune hohlcylindrische Mittelsäule auf (Fig. 28, a), deren Basis sich in eine dem Substrat aufliegende Haut ausbreitet. Die Mittelsäule wächst durch Verlängerung ihres oberen Theiles stetig weiter, während die Plasmamasse der Anlage sich streckt und an der Basis verschmälert, um endlich mit fortschreitender Vergrösserung der Columella an ihr hinaufzuwandern (Fig. 28, b). Der untere Theil der Columella wird auf diese Weise frei, zum Stiel, und bleibt höchstens umhüllt von der dann faltig werdenden Membran, die sich an der Oberfläche der Plasmamasse abschied.

Die Entstehungsart der Wandung wurde von Strassburger[1]) genauer studirt und zwar an *Trichia fallax*. Die jüngsten Anlagen von deren Früchten erscheinen als flache corallenrothe Höcker. Zarte Längsschnitte durch das gehärtete Plasma zeigen bereits eine Differenzirung in eine ca. 13 mikr. starken Rindenschicht und die innere Plasmamasse. Jene zeigt deutlich durch die Art der Anordnung der Mikrosomen bedingte radiale Streifung und in ziemlich gleichmässiger Vertheilung Zellkerne. Die Oberfläche der Rindenschicht ist bereits von einer sehr dünnen, glashellen Membran umgeben. Jene flachen Höcker beginnen sich nun vom Substrat zu erheben und konische Form anzunehmen. Längsschnitte durch diese Zustände lehren, dass die eben erwähnte Membran an Dicke zunimmt und zwar von unten nach oben, sodass dieselbe bereits am Grunde bedeutende Dicke erreicht haben kann, während sie am Scheitel noch kaum zu unterscheiden ist. Nicht selten ist eine Andeutung von lamellösem Bau, weit häufiger radiale Streifung an ihr zu erkennen. Ihre innere Grenzschicht ist als ein schmales Grenzhäutchen ausgebildet. Schliesslich geht die konische Gestalt der jungen Frucht in die Keulenform über. Ein schmaler Stiel setzt sich gegen die eiförmige Cyste ab. Die Ausbildung der Membran geht nun rasch ihrer Vollendung entgegen. Dieselbe erlangt am Stiel und in den unteren Theilen des Fruchtkörpers eine beträchtliche Dicke, während sie in den oberen Theilen weit schwächer bleibt. Die fertige Membran besteht aus einer starken, glashellen, äusseren, und einer weit scwächeren, gebräunten, inneren Schicht. Letztere erlangt nur am Stiel und in den unteren Theilen des Fruchtkörpers eine merkliche Dicke. Die Aussenfläche der Membran ist von einer zarten Cuticula bedeckt, die aber nur schwach cutinisirt ist. Am Stiel hat die Membran Falten geschlagen. Es hängt dies mit dem Umstande zusammen, dass erst spät ein Theil des Sporocysteninhalts sich nach oben zieht. Die Membran um die unteren Theile der Anlage muss nun auf eine viel engere Cylinderfläche zurückweichen und faltet sich hierbei.« Nach dieser Einfaltung werden noch neue Membranlamellen von innen angelagert, die aber nicht den Falten folgen, sondern über dieselben hinweglaufen. Auch wird zwischen jenen Falten vielfach körnige Substanz eingeschlossen. Alle diese Momente deuten darauf hin, dass die Membran durch Apposition neuer Lamellen wächst. Die Schicht, welche diese Lamellen liefert, ist die oben erwähnte Rindenschicht. So würde also die Sporocystenhaut der höheren Mycetozoen bezüglich ihrer Entstehungsweise mit anderen Zellhäuten übereinstimmen. Fast noch klarer tritt die Lamellenbildung bei den unter dem Abschnitt »Bau der Sporocysten« besprochenen Monadinen (*Vampyrella Spirogyrae, pendula, Diplophysalis* etc.) entgegen, da hier die einzelnen Lamellen in der Regel durch ziemlich weite Zwischenräume getrennt sind. (Vergl. Fig. 10, III—VII).

---

[1]) Zur Entwickelungsgeschichte der Sporangien bei *Trichia fallax*. Botan. Zeit. 1884. pag. 306 ff.

Die Entstehung des Hypothallus, die übrigens für die verschiedenen Formen noch näher zu untersuchen ist, beruht offenbar in vielen Fällen auch auf wiederholter Abscheidung von Membranlamellen seitens der Rindenschicht des Plasmas.

Die beiden Capillitienformen, die ich als Stereonemata und Coelonemata unterschied, entstehen, wie wir aus den Untersuchungsresultaten de Bary's[1]) und Strassburger's[2]) zu schliessen haben, in ganz verschiedener Weise: erstere nämlich durch Erstarrung von Hyaloplasma-Strängen, letztere, speciell die Trichia-Röhren (Fig. 21) als Membranen, die eigenthümlicher Weise um langgestreckte, vorwiegend wässrige Flüssigkeit führende Vacuolen angelegt werden. Die den Hohlraum umgebende plasmatische Hautschicht füllt sich nämlich nach Strassburger mit Mikrosomen an, welche dicht aneinander gereiht werden und sonstiger Erfahrung nach zu einer homogenen Membran verschmelzen. Die soliden verjüngten Enden der Hohlröhren von *Trichia fallax* kommen dadurch zu Stande, dass die Mikrosomenreihen sich an beiden Enden der Vacuole strangförmig in das angrenzende Plasma fortsetzen und hier zu einem soliden Strang verschmelzen. Zunächst ist, wie schon de Bary zeigte, die Röhrenwand, die bald etwas an Dicke zunimmt, glatt, später erst erfolgt die Bildung der Schraubenbänder, indem nach Strassburger die Mikrosomen sich in schraubigen Reihen anlegen. Doch sollen, wenn ich Strassburger recht verstehe, die Mikrosomenreihen nicht die Schraubenbänder selbst, sondern deren Zwischenräume bezeichnen. Aus den Untersuchungen des genannten Forschers folgt mit Nothwendigkeit, dass die frühere Auffassung der *Trichia*-Röhren als »Zellen« unhaltbar ist. Wie es scheint, geht die Capillitium-Bildung der Sporenentwicklung stets zeitlich voran und erfolgt in allen Theilen des Plasmakörpers gleichzeitig. Bei *Trichia fallax* z. B. tritt sie schon zu der Zeit ein, wo die Fruchtanlage sich erst in Form eines rothen konischen Körpers über das Substrat erhebt; bei *Stemonitis* und Didymien fällt ihr Beginn nach erfolgter definitiver Formirung der Sporocysten.

---

[1]) Mycetozoen. pag. 59 ff. 66.

[2]) Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien von *Trichia fallax*. Botan. Zeit. 1884. pag. 305 ff.

Die Sporenentwicklung, schon früher von DE BARY[1]) an *Stemonitis* studirt, ist neuerdings noch eingehenderen Untersuchungen durch STRASSBURGER[2]) unterzogen worden, welche sich auf *Trichia fallax* beziehen. Jener Forscher hatte bereits constatirt, dass die Zahl der Kerne der jungen Frucht vor der Sporenbildung bedeutende Vermehrung erfährt, von letzterem wurde der genauere Vorgang dahin festgestellt, dass eine Zweitheilung nach im Wesentlichen dem nämlichen Modus erfolgt, wie wir ihn bei den Kernen höherer Organismen kennen. Um die Kerne sammelt sich schliesslich das Plasma zur Sporenbildung. Die Sporengrenzen sind zunächst durch Körnchen, dann durch helle Linien bezeichnet. Die Mitte jeder Anlage nimmt der kleine Zellkern ein. Ihrer dichten Lagerung entsprechend sind die Sporen anfangs polygonal, erst später runden sie sich ab und erhalten, wahrscheinlich durch Auflagerung von Plasmatheilchen, ihre Sculptur.

b) Entwicklung der Aethalien.

Wenn auch im Allgemeinen der vorhin für die einfachen Sporocysten skizzirte Entwicklungsgang für die zusammengesetzten Früchte gleichfalls maassgebend ist, so kommen doch bei letzteren einige Besonderheiten zur Geltung, die wir am Besten für sich betrachten.

Die Genesis der Fruchtkörper ist in eingehender Weise von DE BARY studirt worden, und zwar an der Lohe bewohnenden *Fuligo varians (Aethalium septicum)*; hier lässt sie sich zugleich am bequemsten verfolgen. »Wo die Bildung eines solchen Körpers beginnt, erscheint zuerst an der Oberfläche der Lohe eine Masse von glänzend gelber Farbe und rahmartiger Consistenz, welche auf der Oberfläche mit zahlreichen, oft korallenartig verästelten stumpfen Wärzchen und Läppchen dicht bedeckt ist. Die Dicke der letzteren kommt meist einer starken Borste gleich, oft beträgt sie bis 1 Millim. Durchsucht man die Lohe, welche die eben hervorbrechende gelbe Masse rings umgiebt, so findet man sie in dem ganzen Umkreis und zwar oft auf fussbreite und mehrere Zoll tiefe Strecken von gelben Plasmodien durchzogen. Letztere sind in dem Umkreis des hervorbrechenden Körpers besonders zahlreich, dicht gedrängt, die ihm nächstgelegenen fliessen in ihn über und sind mit seinen Elementen verschmolzen. Durchschnitte durch den in Alkohol gehärteten Körper selbst (Fig. 29, A) lassen leicht erkennen, dass derselbe durchaus von einem reich- und engmaschigen Geflecht gelber Plasmodiumäste gebildet wird, welche nach allen Seiten hin miteinander anastomosiren, auf der Oberfläche in frei endigende, die Läppchen und Warzen darstellende Zweige getheilt sind und sich am Rande des Körpers unmittelbar in die nächstgelegenen in der Lohe kriechenden Plasmodien fortsetzen. Der gelbe Körper nimmt nun eine Zeitlang an Grösse zu und in dem Maasse, als dies geschieht, werden die Plasmodien in seinem Umkreis seltener; hat er seine Massenzunahme vollendet, so sind letztere gänzlich oder bis auf unbedeutende Spuren verschwunden.

Aus diesen Beobachtungen folgt, dass die oft sehr schnell entstehenden Fruchtkörper dadurch zu Stande kommen, dass die in der Lohe zerstreuten Plasmodien von allen Seiten her nach einer Stelle der Oberfläche zusammenkriechen und sich hier zu dem beschriebenen Geflechte vereinigen.

---

[1]) DE BARY, Mycetozoen. pag. 58.

[2]) Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien von *Trichia fallax*. Bot. Zeit. 1884.

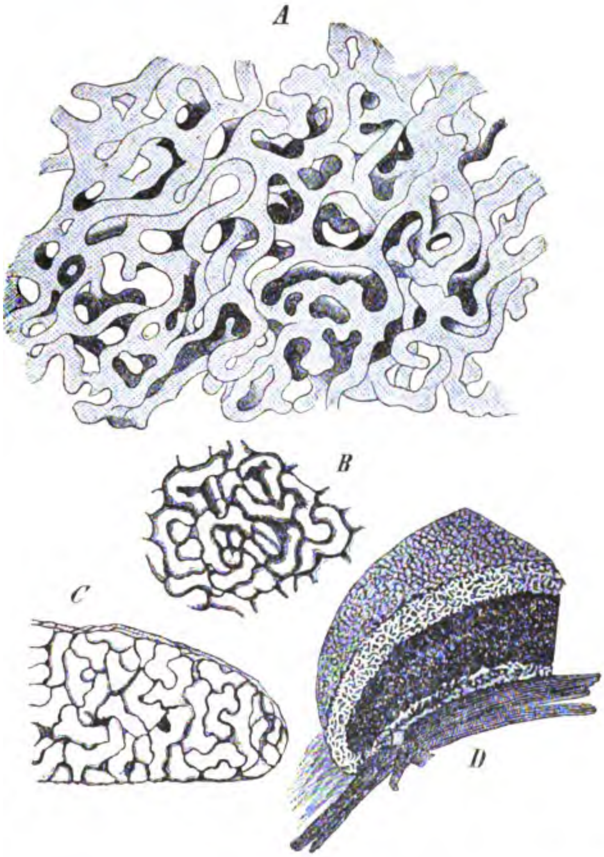


Fig. 29. (B. 475.)

Entwickelungszustände des Fruchtkörpers (Aethalium) von *Fuligo varians (Aethalium septicum).* A schwach vergr. Stück eines Durchschnittes durch einen in Alkohol erhärteten sehr jungen Fruchtkörper, der noch aus lauter gleichartigen gelben Plasmodiumästen besteht. B 10fach. Stück eines lebenden, fast reifen und daher schon schwarzbraunen, aber noch weichen Fruchtkörpers, von der unteren Fläche gesehen, die dichte Zusammenlagerung der gekrümmten Einzelsporocysten zeigend. C 10fach. Verticalschnitt durch ein mit vorigem gleichaltriges kleines Aethalium mit ähnlicher Anordnung der Sporocysten. D nat. Grösse. Stück eines reifen auf Lohe sitzenden Fruchtkörpers. A u. D nach de Bary, B u. C nach d. Nat.

Sämmtliche Theile des Geflechtes haben anfangs den gleichen Bau, wie vor der Vereinigung, alle sind gleichmässig gelb gefärbt. Sobald aber der Zuzug neuer Plasmodien aufgehört und der ganze Körper hiermit seine definitive Gestalt und Grösse angenommen hat, tritt eine Sonderung und Wanderung der bisher überall gleichmässig vertheilten Plasmodiumbestandtheile ein. Aus der ganzen bis 8 Millim. dicken peripherischen Schicht des Geflechtes wandert alle farblose organische Substanz als Sporenplasma in den mittleren Theil. Jener Schicht verbleiben also nur die Plasmodiumhüllen, die Körnchen von aus dem Plasma ausgeschiedenem Kalk und der gelbe Farbstoff; ihre Theile collabiren daher und die ganze Schichte trocknet zur Rinde des Fruchtkörpers zusammen. Andererseits schwellen die Plasmodiumäste der Mittelpartie des Körpers durch das in sie einwandernde Sporenplasma gewaltig an, sodass die Lücken ihres Geflechts oft bis zum Verschwinden verengt werden (Fig. 29, B C) und nehmen nach Vollendung der Plasmawanderung die Struktur der Früchtchen von *Physarum* an.[1])

Besonders deutlich lässt sich der beschriebene Process des Ausbaues der *Fuligo*-Fruchtkörper, wie schon de Bary angiebt, verfolgen an den kleinen locker geflochtenen Aethalien, die man so häufig auf Kiefernstümpfen antrifft. Die Aethalienbildung von *Lycogala*, *Spumaria*, *Amaurochaete*, *Reticularia*, *Tubulifera* etc.

---

[1]) Das Vorstehende ist den »Mycetozoen« de Bary's entlehnt. Ich selbst konnte die dargelegte Entwicklungsgeschichte durch eigene Beobachtungen bestätigen.

dürfte wohl in ganz ähnlicher Weise erfolgen, soweit man dies aus dem Bau der jungen, von de Bary wenigstens für *Lycogala epidendrum* beschriebenen, und fertigen Zustände folgern darf; doch liegen genauere Beobachtungen über diese Arten nicht vor. Einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung bedarf insbesondere die Rinde der letzgenannten Aethalien, namentlich auch von *Lycogala*. Ihre Struktur ist hier eine ziemlich eigenthümliche. Für *L. flavo-fuscum* Ehrenb., wo ich sie untersuchte, ergab sich Folgendes: Die Rinde besteht hier aus einer Membranmasse, in welche in grosser Menge einen gelben bis braunen Farbstoff enthaltende Blasen (Excretblasen) eingelagert sind (Fig. 23, B); in den mittleren Schichten zeigen sie gerundete, meist kugelige Form, in den peripherischen (der Innen- und Aussenfläche entsprechenden) Lagen (a b) dagegen erscheinen sie in radialer Richtung zusammengedrückt. Eine mittlere Region bleibt bisweilen von jenen Blasen ganz frei und weist dann eine Art von Schichtung auf (h). Die dicke Rinde zeigte sich in den mir vorgelegenen, frisch aus dem Freien geholten Exemplaren zusammengesetzt aus kleinen unregelmässigen Schilderchen, die sich von einander ablösen liessen.

Insofern die Elemente der Aethalien von *Fuligo* schlauchförmige, verzweigte und anastomosirende Sporocysten darstellen, könnte man sie auch auffassen als Aggregate von Plasmodiocarpien.

C. Fructification in nackten Fortpflanzungszellen.

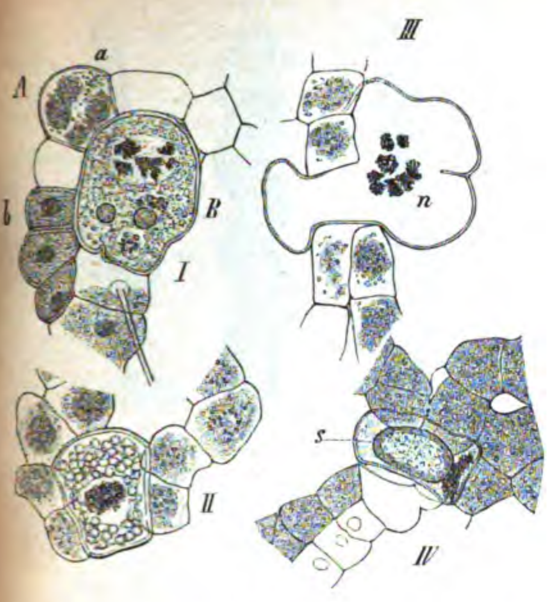
Unter den niederen Mycetozoen sowohl, als unter den höheren kommen vereinzelt einfach organisirte Formen vor, deren Fructification nicht in Cysten, sondern vielmehr in freien, nackten Fortpflanzungszellen besteht, die entweder Zoosporen oder Sporen darstellen. Solche Fortpflanzungszellen gehen aus dem betreffenden vegetativen Zustande (Schwärmer, Amoebe oder Plasmodium) entweder nur in der Einzahl hervor, oder aber der betreffende vegetative Zustand bildet gleich einen ganzen Haufen jener Zellen, ein Vorgang, den man als Sorusbildung bezeichnen könnte. Ein Beispiel für den Fall, dass aus dem Schwärmer eine einzige freie Spore hervorgeht, bietet *Mastigomyxa avida* (die ich bereits in Fig. 1 abbildete); bei *Vampyrellidium* entsteht die freie Spore aus der Amoebe. Das in *Coleochaete* schmarotzende *Aphelidium deformans* Z. (Fig. 30) bildet Schwärmer, welche in die betreffenden Algenzellen eindringen, sich hier zu grossen Amoeben entwickelnd, die den Inhalt der Zellen aufzehren und schliesslich das Lumen derselben ganz ausfüllen (Fig. 30, I B). Der Plasmakörper dieser Amoeben bildet sich zu einem Sorus von Schwärmern um (II). Am Ende der Entwicklung aber gestaltet sich das Plasma der Amoebe zu einer einzigen freien Dauerspore (IV s). Sorusbildung und Bildung einzähliger freier Fortpflanzungszellen kann demnach bei demselben Mycetozoum stattfinden. Ein weiteres Beispiel von Sorusbildung tritt uns bei *Plasmodiophora Brassicae* Woronin[1]) und bei *Tetramyxa parasitica* Göbel[2]) entgegen. Hier wie dort ist es wohl ohne Zweifel der Plasmodienzustand, welcher Sori und zwar von Sporen erzeug Sie liegen dort zu Hunderten bei einander, die Sori ahmen die Gestalt der Wirthszellen (Zellen der *Brassica*-Wurzeln) nach.

Bestimmt geformte und zwar Keulen, Spindeln, Warzen etc. von etw 1—3 Millim. Höhe darstellende Sori (Fig. 31, I II) zeigt die Mist bewohnende

---

1) *Plasmodiophora Brassicae*, in Pringsh. Jahrb. Bd. XI.

2) Flora 1884: Ueber *Tetramyxa parasitica*.



(B. 476.) Fig. 30.

Aphelidium deformans Zopf. I Stück eines Thallus von *Coleochaete soluta* (?) A eine junge Galle mit der bei a angedeuteten jungen Amoebe, b normale Coleochaetenzellen. B eine entwickelte Galle. Die Membran der Zelle ist dick, an einer Stelle gefaltet. Das Innere ist ganz ausgefüllt von dem Parasitenplasma, die dunkeln, z. Th. in Vacuolen liegenden Klümpchen und Körner sind Chlorophyllreste. II Stück eines Coleochaeten-Thallus mit einer entwickelten Galle. Das Parasitenplasma hat sich in eine grosse Anzahl von kugeligen Schwärmern zerklüftet. III Eine eigenthümlich unregelmässige Galle, aus der die Schwärmer ausgeschlüpft sind. n Nahrungsballen. IV Stück eines Coleochaeten-Thallus mit einer nicht stark entwickelten Galle, welche im Innern die Dauerspore des Parasiten und daneben Nahrungsreste zeigt. (Alle Figuren ca. 450fach vergr.)

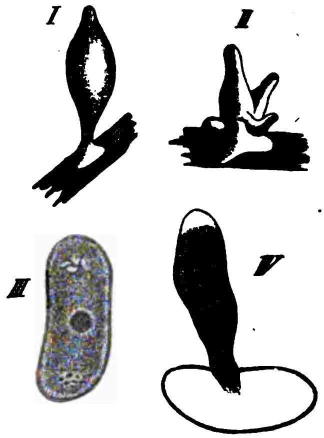


Fig. 31. (B. 477.)

Copromyxa protea Fayod. I Ein einfacher Sorus von Spindelform. II Ein verzweigter, resp. ausgesprochen — warzig configurirter Sorus. (Beide Fig. schwach vergr.) III Einzelne Spore aus einem solchen Sorus, von Bohnenform und mit deutlichem Kern (1000fach). IV Keimung der Spore; aus der äquatorial gelegenen Oeffnung tritt eben die Amoebe heraus, die charakteristische Limaxgestalt zeigend (1000fach). — Alle Fig. nach Fayod.

Copromyxa protea Fayod.[1]) Sie entstehen in der Weise, dass die Amoeben sich in grosser Anzahl, doch ohne eigentliche Pseudoplasmodien zu bilden, zusammenlagern und nun sofort durch Abrundung und Membranbildung zu Sporen werden.

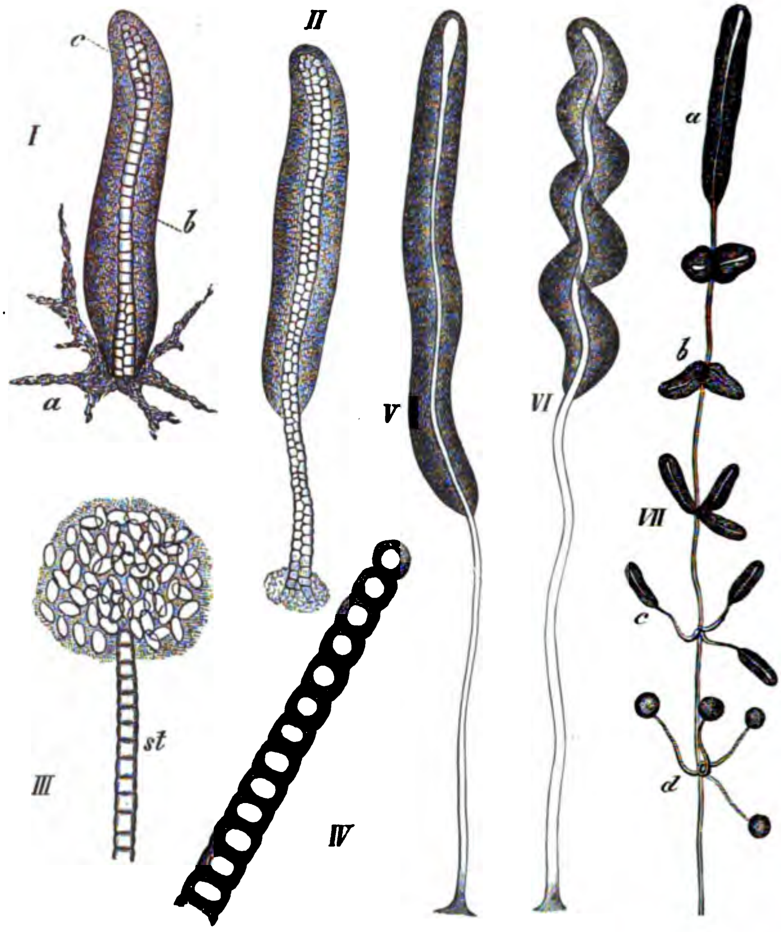
In höherer Ausbildung tritt uns die Sorusbildung bei *Guttulina* und insbesondere bei den dictyostelienartigen Mycetozoen: *Dictyostelium*, *Acrasis*, *Polysphondylium* entgegen, insofern hier eine ausgeprägte Stielbildung hinzutritt.[2]) Nach Brefeld, der diese Objecte am gründlichsten studirte, verläuft die Entwicklung des ganzen Fructifications-Apparates in folgender Art:

Wie wir sahen, bilden die Dictyosteliaceen Pseudoplasmodien, in denen die Amoeben nur dicht zusammengelagert (Fig. 4) nicht aber verschmolzen sind und sich daher durch Druck leicht von einander isoliren lassen. Auch zur Zeit des Beginnes der Fruchtbildung und später bleiben sie getrennt. Sie häufen sich jetzt zu einem etwa konischen Klumpen an, der senkrecht zum Substrat sich erhebt (Fig 32, I). Eine Anzahl dieser Amoeben und zwar diejenigen, welche etwa

---

[1]) Zur Kenntniss niederer Myxomyceten. Bot. Zeit. 1883.

[2]) Siehe Brefeld, *Dictyostelium mucoroïdes*. Senkenberg. Ges. 1870. — *Polysphondylium violaceum* in Schimmelpilze, Heft VI. — van Tieghem, Sur quelques Myxomycètes à plasmode agrégé. Bull. Soc. bot. de France 1880.



(B. 478.)

Fig. 32.

Polysphondylium violaceum Brefeld. Entwicklung der Fructification (nach Brefeld). I Kleine Sorusanlage; bei a noch Theile des Plasmodiums, b Stielanlage, c Masse der Amoeben (120fach). II Eine kleine Sorusanlage weiter entwickelt, die Amoebenmasse beginnt an dem verlängerten Stiel in die Höhe zu kriechen (120fach). III Am oberen Ende des Stieles st ist der Amoebenhaufe bereits zu einem Sorus von Sporen umgebildet (500fach.) IV Stück eines Stieles. Die mit grosser Vacuole versehenen Amoeben sind in einer Reihe gelagert und haben sich bereits mit Membran umgeben (500fach). V Junge Anlage eines später sich verzweigenden Fruchtapparates. Die Masse der Amoeben überzieht den Stiel auf weite Strecken (40fach). VI Dieselbe Anlage etwas später. Die secundären Anlagen beginnen sich bereits in Form von hügeligen Anhäufungen der Amoebenmasse bemerkbar zu machen (40fach). VII Weiterer Zustand. Die Anhäufungen sind im unteren Theile bei d bereits zu secundären gestielten Soris ausgebildet, weiter nach oben hin in verschiedenen Stadien der Ausbildung begriffen (25fach).

axile Lagerung in jenem Kegel haben (Fig. 32, b), nehmen Wasser auf, erhalten in Folge dessen eine sich allmählich vergrössernde Vacuole (Fig. 32, IV) und nehmen hierdurch an Volumen gegen die Masse der übrigen Amoeben zu. Gleichzeitig lagern sie sich in ein oder mehreren Reihen dicht aneinander, dass sie einen axilen Strang (I b) bilden. An seinem oberen Ende wächst derselbe dadurch, dass sich noch andere, gleichfalls vacuolig werdende Amoeben anlagern. Schliesslich scheiden alle diese Strangamoeben eine zarte Haut ab und nehmen infolge ihrer dichten Zusammenlagerung cylindrische oder polyedrische Gestalt an. In dem

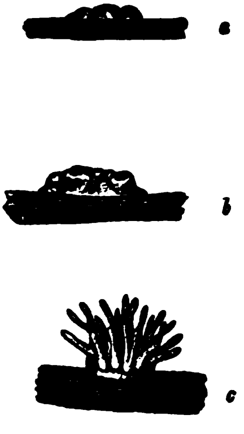
Masse als der axile Strang sich verlängert, wandern die übrigen Amoeben an ihm hinauf (Fig. 32, II) und bilden schliesslich an seiner Spitze einen kugeligen Haufen (Fig. 32, III). Jede dieser Amoeben wird nun zu einer Spore. Auf diese Weise entsteht also ein von einem Stiel (III st) getragener Sporen-Sorus.

Während die Sorus-Fructification von *Dictyostelium* in stets nur einfacher, unverzweigter Form erscheint, kommen bei *Polysphondylium* Combinationen von gestielten Soris nach Art von meist wirteligen Verzweigungssystemen (Fig. 32, VII) vor. Sie entstehen in folgender Weise: Die den oberen Theil des Stieles umhüllende Amoebenmasse (Fig. 32, II, V) häuft sich an einigen oder vielen Punkten des Stieles allmählich zu Hügeln (Fig. 32, VI) an, die häufig Wirtelstellung zeigen und bald kegelige Form annehmen (Fig. 32, VII b). Jeder Kegel bildet sich nun in derselben Weise zum gestielten Sorus aus, wie sie eben charakterisirt worden ist. Der ganze resultirende Fruchtstand erlangt daher grosse Aehnlichkeit mit dem gewisser Schimmelpilze (z. B. *Verticillium*).

Gegenüber den Sporocysten repräsentirt die Sorusbildung offenbar eine niederere Stufe der Fructification.

D. Fructification in Conidien.

Durch Famintzin's und Woronin's Untersuchungen[1] sind zwei höhere Mycetozoen näher bekannt geworden, welche ihre Sporen weder in Sporocysten noch in Form freier Sori erzeugen, sondern dieselben in etwa ähnlicher Weise wie echte, conidienbildende Pilze an der Spitze von sterigmenartigen Gebilden abschnüren: *Ceratium hydnoïdes* und *porioides*.



(B. 479.) Fig. 33.
Ceratium hydnoïdes. Formung der auf die Oberfläche eines Holzstücks getretenen Plasmodien zu den Sporenträgern (etwa 3 fach), Entwicklungsfolge nach den Buchstaben a—c; c fertiger Zustand. (Nach Famintzin und Woronin; aus de Bary's Morphologie und Biologie der Pilze).

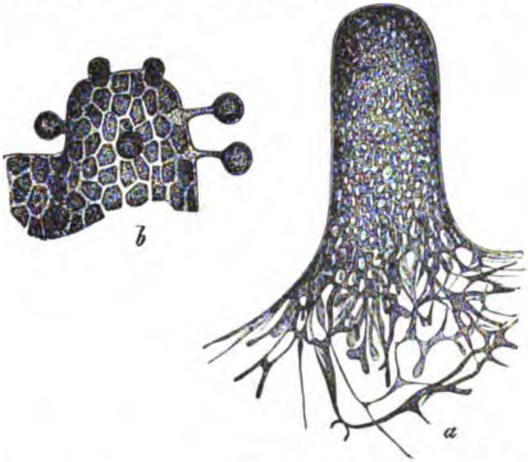


Fig. 34. (B. 480.)
a *Ceratium hydnoïdes.* Stück eines in Formung begriffenen Sporenträgers; die Plasmodienzweige beginnen im oberen Theile schon ihre Anordnung zu der engmaschigen peripherischen Plasmaschicht (etwa 68 fach). b *Ceratium porioïdes* Stück vom Rande eines im Beginn der Sporenbildung begriffenen Sporenträgers, rechts zwei junge Sporen auf ihren Stielen (120 fach). (Nach Famintzin und Woronin; aus de Bary's Morphol. und Biol. der Pilze).

Der höchst eigenthümliche Vorgang charakterisirt sich für die erstere Art nach den genannten Autoren wie folgt: Die Plasmodiummasse bildet unmittelbar vor Beginn der Fructification kleine stecknadelkopfgrosse, unregelmässige Polster, (Fig. 33, a) an denen man deutlich eine hyaloplasmatische Grundsubstanz und die Körnchensubstanz unterscheidet, erstere ist unbeweglich, letztere zu Strängen, die ein unregelmässiges Maschennetz bilden, angeordnet und in fortwährender Bewegung begriffen. Allmählich macht sich an diesem Körnchenplasma das Bestreben geltend, sich in der oberen Region des Polsters an verschiedenen Punkten anzuhäufen. So entstehen kleine Höckerchen (Fig. 33, b), die nach mehreren Stunden zu den bekannten säulchenförmigen Fruchtträgern heranwachsen (Fig. 33, c). Das Hyaloplasma der Säulchen ist zunächst von den Körnchenplasma-Strängen nach allen Richtungen durchsetzt, sehr bald aber wandern dieselben in den peripherischen Theil des Säulchens hinein und bilden eine engmaschige Schicht, die nach aussen hin nur von einer dünnen Hyaloplasmaschicht bedeckt wird (Fig. 34, a). Schliesslich zerfällt jene Plasmaschicht simultan in eine Unsumme von kleinen Plasmaportionen, die dicht neben einander gelagert die Gestalt polygonaler Platten und je einen Kern zeigen (Fig. 34, b). Aus jedem dieser Segmente geht eine Spore hervor in folgender Weise. Das Plasma-Segment wölbt sich nach aussen vor, die dünne Hülle des Hyaloplasmas vor sich herstülpend, und wächst zu einem erst cylindrischen, dann keuligen Körper heran. In dem Maasse, als der Stiel sich verlängert und verschmälert, vergrössert sich das kopfförmige Ende und nimmt alles Plasma des ersteren auf (Fig. 34, b). Sehr bald grenzt sich das kugelige Ende durch eine Haut gegen den entleerten Stiel ab, erhält selbst eine Membran und wird zur kugeligen, dann ellipsoïdischen, später abfallenden Spore. Die Hyaloplasma-Haut des Polsters und der Säulchen ist schon lange vorher erstarrt und bildet ein Hohlgerüst, auf welchem die Sporenstiele (Sterigmen) stehen.

---

[1] Ueber zwei neue Formen von Schleimpilzen. Mém. de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg sér 7. tom XX. 1873.

Abschnitt II.

Physiologie.

I. Bestandtheile des Mycetozoenkörpers.

Die Mycetozoen sind in Folge ihres Chlorophyllmangels, wie wir sahen, nicht im Stande, sich selbst den Bedarf an organischer Substanz zu verschaffen, mithin auf vorgebildete organische Materie angewiesen.

Die Frage, welche stickstoff- und welche kohlenstoffhaltigen Körper es denn sind, von denen die Mycetozoen sich nähren können, kann zur Zeit noch gar keine Beantwortung erfahren, da Ernährungsversuche mit bestimmt zusammengesetzten Nährlösungen noch nicht vorliegen[1].

Aber selbst auch bezüglich der Frage, welche Bestandtheile der Mycetozoenkörper enthält, liegen nur erst wenige Untersuchungen vor, die sich fast ausschliesslich auf die Plasmodien und Sporen von *Fuligo varians* (*Aethalium septicum*) beziehen und insbesondere von Reinke und Rodewald[2]) herrühren. Als Grundstoffe solcher Plasmodien fanden Reinke und Rodewald Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Sauerstoff, Chlor, Schwefel, Phosphor, Natrium, Kalium, Magnesium, Calcium und Eisen.

---

[1] Mit Ausnahme eines Falles: Brefeld (l. c.) hat *Dictyostelium mucoroides* in Hippursäure-Lösung und in einer Lösung des Kalisalzes der Harnsäure mit Erfolg cultivirt.

[2] Reinke und Rodewald, Studien über das Protoplasma (Unters. aus dem bot. Labor. zu Göttingen. 1881, Heft II). — Braconnot, Recherches analytiques sur la nature des Champignons. Ann. de chimie, Bd. 80. de Bary, Mycetozoen.

Das lebende Plasma der Plasmodien besitzt, wie schon Hofmeister[1]) zeigte, einen hohen Wassergehalt, nach Reinke und Rodewald 71,6 %.

Die Hauptmasse lufttrocknen Plasmas besteht zu einem wesentlichen Theile (etwa 27 %) aus dem, was Reinke und Rodewald Plastin nennen, einem den Eiweisstoffen nahe stehenden, aber unlöslichen Körper, der den grösseren Theil der »Gerüstsubstanz« des Plasmas bildet und noch näherer Untersuchung bedarf. Von anderen Proteinstoffen fanden Reinke und Rodewald Vitellin und Myosin Ein von Kühne[2]) entdeckter Bestandtheil ist das Glycogen. Es ist ziemlich reichlich im *Fuligo*-Plasmodium vorhanden (nach R.'s Schätzung zu etwa 5 %) und identisch mit dem Glycogen der Leber und des Fötus höherer Thiere. Aus dem wässrigen Extracte der Plasmodien, sowie aus dem mit Wasser oder verdünnten Alkohol gewonnenen Sporenauszuge krystallisirte Asparagin aus. Es scheint in den Sporen in grösserer Menge vorhanden zu sein, als in den Plasmodien. Schon vor Reinke und Rodewald wies Krukenberg[3]) in den *Fuligo*-Plasmodien Pepsin nach. Bezüglich der übrigen bisher bekannt gewordenen Stoffe sei auf beistehende Uebersicht verwiesen.

Ueber meinen Nachweis von Paramylum in den Amoeben und Zoocysten von *Leptophrys vorax* Cienk. habe ich bereits im morphologischen Theile berichtet.[4]) Für den Plasmakörper der höheren Mycetozoen ward dieser Stoff seither nicht nachgewiesen.

Annähernde Zusammensetzung des lufttrocknen Plasmas von *Fuligo varians (Aethalium septicum)*.[5])

Wasser	4,80
Pepsin und Myosin	1,00
Vitellin	5,00
Plastin	27,40
Guanin Xanthin Sarkin } zusammen	0,01
Ammoniumcarbonat	0,10
Asparagin und andere amidartige Substanzen	1,00
Peptone und Peptonoïd	4,00
Lecithin	0,20
Glycogen	4,73
Aethaliumzucker	3,00
Calciumverbindungen der höheren fetten Säuren	5,33
Calciumformiat Calciumacetat } zusammen	0,42
Calciumcarbonat	27,70
Chlornatrium NaCl	0,10

---

[1]) Hofmeister, Lehre von der Pflanzenzelle.

[2]) Kühne, Lehrbuch der physiol. Chem. Leipzig 1868, pag. 334.

[3]) Krukenberg, Unters. aus d. phys. Inst. d. Univ. Heidelberg. Bd. II (1878), pag. 273.

[4]) pag. 17.

[5]) Nach Reinke und Rodewald l. c., pag. 54. Diese Uebersicht beansprucht nach den Autoren nur den Werth einer Abschätzungstabelle.

Bikaliumphosphat PO_4K_2H	1,21
Eisenphosphat PO_4Fe (?)	0,07
Magnesiumammoniumphosphat PO_4NH_4Mg	1,44
Tricalciumphosphat $P_2O_8Ca_3$	0,91
Calciumoxalat	0,10
Cholesterin	1,40
Fettsäuren im Aetherextract	4,00
Harz	1,00
Glycerin, Farbstoff u. a.	0,18
Unbestimmte Substanzen	5,00
	100,00

Kalkaufnahme und Ablagerung1).

Es ist eine seit den Untersuchungen Braconnot's an *Fuligo varians* und de Bary's an vielen anderen Mycetozoen bekannte Thatsache, dass manche Mycetozoen (in mehr oder minder grossen Quantitäten) Kalk führen und also auch aufnehmen. Dieser Stoff tritt vorwiegend in Form des Carbonates und daneben (bei *Fuligo)* nach Reinke und Rodewald in Gestalt von Calciumformiat, Calciumacetat und Calciumverbindungen der höheren fetten Säuren auf; allein im Plasmakörper gewisser, den Vampyrellen nahe stehenden Monadinen kommt, wie ich bereits auf pag. 17 andeutete, auch ziemlich reichlich Kalkoxalat vor. Als kalkführend sind seit de Bary und Rostafinski bekannt die Familien der Cienkowskiaceen, Physaraceen, Didymiaceen und Spumariaceen. Hier tritt der kohlensaure Kalk so reichlich und in so charakteristischer Art der Ablagerung auf, dass Rostafinski jene Familien, und mit Recht, unter dem Namen der Calcariaceen2) (Kalkfrüchtler) zusammenfasste. Als besonders kalkreich ist seit Braconnot *Fuligo varians* bekannt, deren Plasmodien nach Reinke und Rodewald etwa 27 % enthalten. Die Repräsentanten der übrigen *Eumycetozoa* scheinen kalklos zu sein, wenigstens hat man in den Früchten bisher keinen kohlensauren Kalk nachgewiesen. Ob etwa die Plasmodien ihn dennoch, vielleicht auch nur in geringen Mengen führen, bleibt noch zu ermitteln. Uebrigens habe ich bei *Perichaena corticalis* Batsch den Kalk in der Sporocystenhaut nicht vermisst. Mit Ausnahme der oben erwähnten Fälle sind Vorkommnisse dieses Stoffes noch bei keinem niederen Mycetozoum constatirt worden.

Von vegetativen Zuständen sind es keineswegs bloss die Plasmodien, welche Kalk führen können, man findet ihn vielmehr auch in den Amoeben, ja bisweilen selbst im Schwärmerplasma. Soweit bekannt, ist in den vegetativen Stadien der höheren Mycetozoen immer nur die Körnerform vorhanden; bei den oben erwähnten Monadinen indessen fand ich Kalkoxalat auch in den Amoeben in Krystallen vor (Fig. 35, E.).

Auf ihren Wanderungen scheiden die Plasmodien mancher Mycetozoen Kalk ab, wie ich das z. B. bei einer Didymiacee beobachtete. Hier krystallisirte der Kalk dann in schönen Drusen aus.

Die Hauptabscheidung aber erfolgt erst beim Eintritt der Fructification, d. h. vor der Sporenbildung. Doch machen die oben erwähnten Monadinen eine Ausnahme von dieser sonst allgemein herrschenden Regel,

---

1) Literatur: Braconnot, Recherches analytiques sur la nature des champignons. Annales de chimie, Bd. 80 (1811). — de Bary, Mycetozoen. — Rostafinski, Monographie der Schleimpilze. — Reinke und Rodewald, Studien über das Protoplasma.

2) Nicht Calcareen, wie Rostafinski den Namen gebildet hat.

denn hier findet man die Krystalle von oxalsaurem Kalk mit in das Sporenplasma eingeschlossen (Fig. 35, F).

Was die Ablagerungsorte anlangt, so können als solche benutzt werden: 1. die Hülle der Sporenfrucht, 2. die Capillitien, 3. Stiel und Columella, 4. der Hypothallus.

Der Hülle, mag diese nun eine blosse Membran oder eine Rinde darstellen, kann der kohlensaure Kalk bald eingelagert, bald aufgelagert, bald (von innen) angelagert werden. Die beiden ersten Formen finden sich z. B. bei *Chondrioderma difforme* Pers., wo die äussere Haut durch Auflagerung von massenhaften runden oder krystallinischen Kalktheilchen förmlich incrustirt ist und ausserdem solche noch innerhalb dieser Membran enthält, während die secundäre Haut ganz oder fast kalkfrei bleibt. Die beiden letzten Formen (Ein- und Anlagerung) zeigt nach de Bary *Physarum leucophaeum* Fr. Ausschliesslich in Form von Auflagerungen tritt der Kalk auf bei *Spumaria*, wo er morgensternförmige Drusen, untermischt mit einzelnen runden Körnern bildet, ferner bei manchen Didymien (*D. farinaceum* Schrad., *microcarpon* Fr., *squamulosum* A. u. S.), wo er gleichfalls in Krystallen (Drusen oder Einzelkrystallen) (Fig. 35, B C) vorkommt. Ausschliesslich in Form von Einlagerungen trifft man ihn bei *Perichaena corticalis* Batsch. Bei *Craterium vulgare* besteht der kelchförmige Theil der Cyste (Fig. 14, III) aus einer doppelten Hautlage, nur die innere führt

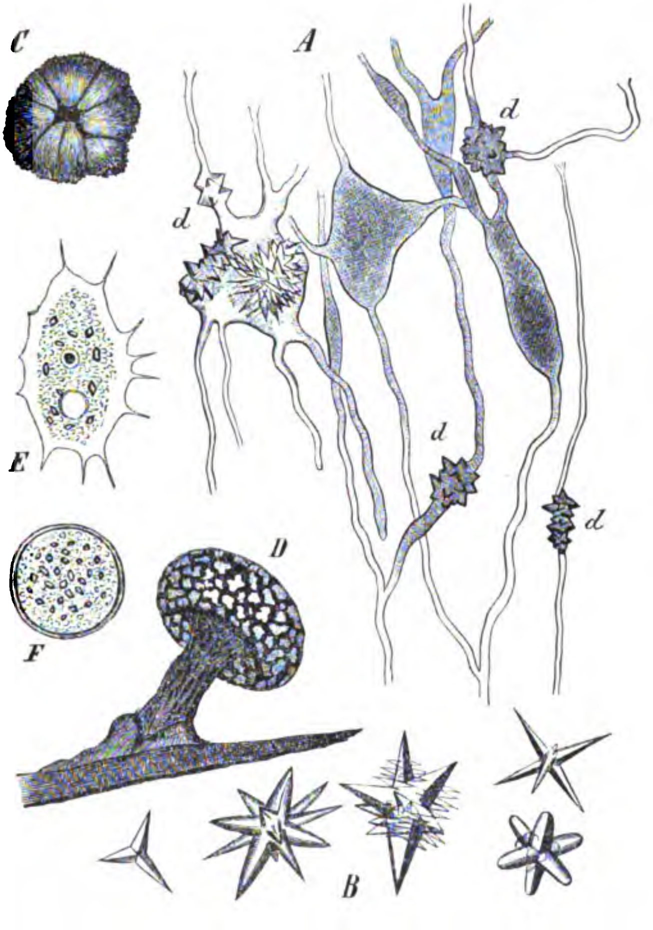


Fig. 35. (B. 481.)

A 540fach. Capillitiumstränge von *Didymium farinaceum* Schrad., in den Erweiterungen theilweis Drusen von kohlensaurem Kalk. B Ebensolche Drusen derselben Species von der Aussenfläche der Wandung, 900fach. C Druse von der Aussenwand des *Didymium squamulosum* Fr. von rundlicher Form. 900fach. D Sporocyste von *Lepidoderma tigrinum* Schrad. mit unregelmässigen Kalkschilderchen auf der Fruchtwand (nach de Bary). E Amoebe, F Spore von *Vampyrellidium pallidum* Z. im Inhalte Krystalle von Kalkoxalat zeigend.

Kalkkörnchen und zwar als Einlagerungen, wogegen der Deckel ein- und aufgelagerte Kalkkörner aufweist.

In der Regel sind die Auflagerungen so gleichmässig und dicht, dass es zur Bildung einer geschlossenen Kruste kommt. So bei vielen Didymiaceen und Physaraceen. Eine bemerkenswerthe Ausnahme finden wir bei *Lepidoderma*. Hier bilden sich dichte Kalkgruppen, welche die Form von Schilderchen oder Schüppchen mit polygonalem oder auch ziemlich unregelmässigem Umrisse haben (Fig. 35, D), überdies durch Interstitien von einander getrennt sind.

Wenn auch die Kalkmassen zunächst nur die Bedeutung eines Excrets haben, so möchten sie doch, namentlich da, wo sie in Form von zusammenhängenden, oft dicken Krusten auftreten, gleichzeitig als eine Verstärkung der Membran und somit als ein Schutzmittel der Frucht dienen, sei es gegen die Angriffe kleiner Thiere, die den Sporen gern nachstellen, sei es gegen den Wechsel der Temperatur oder gegen Benetzung der Sporen durch Regen oder Thau.

Als Einschlüsse der Capillitiumstränge kommt kohlensaurer Kalk bei den meisten Calcariaceen vor. Eine Ausnahme machen die Spumariaceen *(Spumaria, Diachea)* und manche Didymiaceen *(Lepidoderma-, Chondrioderma-*Arten). Die Einschlüsse der Physaraceen-Capillitien sind stets in Form von eckigen Körnern vorhanden und bilden dichte Zusammenlagerungen in den verbreiterten und verdickten Maschenknoten (Fig. 14, II), die Einschlüsse der Didymiaceen sind in der Regel Krystalle oder Krystalldrusen (Fig. 35, A d). Wir müssen uns vorstellen, dass das die Capillitien bildende Gerüstplasma als zunächst weiche Masse die aus dem zur Sporenbildung bestimmten Plasma abgeschiedenen Kalktheile umschliesst, um später erst zu erstarren. Nach dieser Auffassung wird es auch erklärlich, warum die Capillitienstränge den Formen der Kalkmassen im Ganzen deutlich angepasst sind (Fig. 35, A). Auch in Stiel, Columella (Fig. 11, IV, 12, B) und Hypothallus (Fig. 11, III u. IV) wird bei vielen Physaraceen Kalk eingelagert, wodurch diese Theile eine grössere Festigkeit erlangen.

Kieselsäure.

Für die Thatsache, dass die vegetativen Zustände von Mycetozoen Kieselsäure aufnehmen können, kam bisher nur ein einziger Fall zur Kenntniss, der von Häckel[1]) beobachtet wurde. Sein *Myxastrum radians* weist nämlich Sporen auf, welche diesen Stoff reichlich in ihrer Membran enthalten.

Pigmentbildung.

Der überwiegenden Mehrzahl niederer wie höherer Mycetozoen kommt die Fähigkeit zu, aus einem Theile der aufgenommenen Nahrung Pigmente zu bilden, und zwar im Allgemeinen in allen Entwicklungsstadien; doch sind die jüngsten Stufen (Schwärmer, Amoeben) in der Regel noch nicht tingirt. Die Farbstoffe treten durchweg, wie es scheint, in gelöster Form in den vegetativen und fructificativen Zuständen auf, sind aber bisweilen an besondere organische Theile, die dann in Körnchenform auftreten, gebunden. Letzteres ist z. B. bei den Cribrariaceen der Fall.

Gelbe Farbstoffe. Leuchtend gummiguttgelb erscheinen die Plasmodien und die Rindenschichten der Fruchtkörper bei *Fuligo varians* (= *Aethalium se*

---

[1]) Studien über Moneren.

rum); die Plasmodien und jungen Fruchtkörper von *Leocarpus fragilis;* die Plasmodien von *Physarum virescens;* die Kalkkruste der Sporocysten und die Kalkmassen in den Capillitiumfasern von *Tilmadoche mutabilis* ROST. Schön schwefel- bis goldgelb sind Sporen und Capillitien von *Trichia chrysosperma, Perichaena corticalis* BATSCH, Sporen und Capillitien von *Cornuvia serpula;* Terra Siennagelb die Plasmodien und Fruchtkörper von *Ceratium porioïdes.*

Rothe Farbstoffe. Fleischfarben bis rosenroth oder ziegelroth sind die Plasmodien und jungen Fruchtkörper von *Lycogala epidendrum;* schön mennigroth die Plasmodien und jungen Sporocysten von *Trichia fallax;* rothbraun die Capillitien von *Hemiarcyria rubiformis;* rosen- bis purpurroth die Capillitien einiger *Arcyria*-Arten. Die Amoeben, Zoocysten und Dauersporen von Vampyrellen und *Leptophrys* enthalten einen rosen-, ziegel- oder orangerothen Farbstoff, einen ähnlichen fand HÄCKEL in den Zuständen seiner *Protomyxa aurantiaca. Guttulina rosea* CIENK. und *Bursulla crystallina* SOROK. besitzen ein rosenröthliches Pigment etc.

Grüne Farbstoffe. Sie kommen nur sehr selten vor und finden sich z. B. in den Plasmodien von *Enteromyxa paludosa* CIENK., welche blaugrün erscheinen.

Braune und violette Farbstoffe. Blass nussbraun oder rothbraun sind die Sporenmassen der Lycogalen, Cribrarien und Dictydien, die Fruchtkörper von *Tubulina cylindrica* etc. Violettbraun bis schwarzbraun die Plasmodien der Cribrarieen *(Cribraria, Dictydium)* die jungen Sporocysten von *Dictydium cernuum,* die Sporenmassen von *Stemonitis fusca,* die der Calcariaceen etc., violett die Sori und Sorophoren (Stiele) von *Polysphondylium violaceum* BREFELD.

Bei den meisten Arten wechseln die Färbungen nach den successiven Entwickelungsstadien, wie sich am besten aus folgender Uebersicht ergiebt[1]).

**Physarum virescens* DITM.	leuchtend gummiguttgelb.	erst gummiguttgelb, dann gelbgrün.
Cribraria macrocarpa SCHRAD.	schwarzblau (FRIES).	gelbbraun.
Cribraria argillacea PERS.	schwarz mit bleifarbigem Schimmer (FRIES).	lehmfarbig.
**Amaurochaete atra* (A. u. S.)	weisslich.	erst weisslich, dann schwach rosa, schwächer dann stärker violett, endlich glänzend blauschwarz.
**Comatricha Friesiana.*	weisslich.	erst weisslich, dann fleischfarbig, dann schmutzig rosenroth, später intensiv rothbraun bis violettbraun oder schwarz.
Stemonitis ferruginea EHR.	citronengelb (FRIES).	erst gelb, dann rostbräunlich oder cinnamom.
Stemonitis fusca ROTH.	weisslich.	dunkelbraun.
Arcyria punicea.	weisslich.	erst weisslich, dann hellziegelroth, dann dunkelziegelroth.
**Dictydium cernuum* PERS.	schwarzblau.	erst schön veilchenblauen, dann rothbraunen Farbstoff enthaltend.
* *richia fallax* PERS.	leuchtend mennigroth.	erst leuchtend mennigroth, dann bräunlichgelb, endlich strohgelb.

Für diejenigen Arten, welche in den Jugendzuständen ungefärbt erscheinen, und erst in den älteren allmählich gefärbt werden, darf man vielleicht annehmen, dass schon in jenen Stadien ein Farbstofferzeuger (Chromogen) vorhanden ist, aber erst durch einen allmählichen Oxydationsprocess Auftreten und Verstärkung der Pigmentirung hervorgerufen wird.

---

[1]) Die mit * bezeichneten Angaben nach eigenen Beobachtungen.

In Bezug auf den chemischen und physikalischen Charakter der Farbstoffe sind unsere Kenntnisse noch gering. Ueber das Pigment von *Fuligo varians* ist durch Reinke und Rodewald[1]) Folgendes bekannt: der gelbe Farbstoff ist in Wasser, Alkohol und Aether löslich. Beim Verdunsten des Lösungsmittels bleibt er als amorphe orangegelbe Masse zurück, aus der wässrigen Lösung lässt er sich mit Aether ausschütteln. Auch in den Auszügen der Sporen ist der gelbe Farbstoff vorhanden. In ziemlich concentrirter alkoholischer Lösung absorbirt derselbe die ganze stärker brechbare Hälfte des Spectrums, etwa von der Wellenlänge 0,000520 an, ohne dass im übrigen Spectrum charakteristische Absorptionsmaxima hervortreten. Wenn in den jungen, noch aus Plasma bestehenden Fruchtkörpern die Bildung der Sporen beginnt, so werden an der Oberfläche der Fruchtkörper häufig grosse, farblose oder hellgelbliche Tropfen ausgeschieden, die beim Eindampfen und Erhitzen auf Platinblech einen organischen Rückstand und Asche hinterliessen. Diese Tropfen färbten sich an der Luft anfangs hell-, dann dunkel-purpurroth und hinterliessen beim Eintrocknen einen blauschwarzen Fleck. Unzweifelhaft wird hier in den Fruchtkörpern ein farbloses Chromogen gebildet, welches dann, vielleicht durch Oxydation, jenen blauschwarzen, in der Sporenmembran aufgespeicherten Farbstoff liefert, welcher durch kein Lösungsmittel sich daraus gewinnen lässt. Manche Pigmente, wie das von *Fuligo*-Plasmodien, bleichen im Licht aus (nach Baranetzki und Stahl).

Den schmutzig braunvioletten Farbstoff, den ich in ganz jungen, noch vollkommen weichen stiellosen, glänzend violettschwarzen Sporocysten von *Dictydium cernuum* Pers. vorfand, und durch absoluten Alkohol extrahirte, verwandeln Säuren (Schwefelsäure, Salzsäure) in ein leuchtend mennigrothes Pigment, das durch Alkalien wiederum seine ursprüngliche Farbe annimmt.

Der ziegelrothe oder orangerothe bis gelbbräunliche Farbstoff, der das Vampyrellen-Plasma tingirt, ist offenbar durch die Verdauung chemisch verändertes, gelöstes Chlorophyll. An den Amoeben von *V. Spirogyrae* z. B. oder an *Leptophrys vorax* kann man häufig beobachten, wie die Amoeben zuerst vollkommen farblos, durch Chlorophyllaufnahme grün, dann grünroth und endlich ziegelroth werden.

Der blaugrüne Farbstoff im Plasmodium der *Enteromyxa paludosa* Cienk. ist gelöstes, von den aufgenommenen Phycochromaceen herstammendes Pycochrom.

Das gelbbraune Pigment in der secundären Haut der Sporocysten von *Diplophysalis Nitellarum*, sowie das orangerothe oder röthliche Pigment der verschiedenen Entwicklungsstadien von *Protomyxa aurantiaca*, sowie der Zoocysten mancher Pseudosporen hat gleichfalls die Bedeutung von gelöstem, durch die Verdauung veränderten Chlorophyll.

Beim Beginn der Fructification werden die Pigmente in der Regel aus dem Plasma abgeschieden. Eine Ausnahme machen insbesondere viele Monadinen, z. B. die Vampyrellen, *Protomyxa aurantiaca* Haeck. etc., sowie *Bursulla crystallina*, Sorok. Die abgeschiedenen Farbstoffe werden meist verwandt zur Tinction der häutigen Theile der Frucht, sei es der Fruchtwandungen, sei es der Sporenhäute, der Columellen oder der Capillitien, sowie zur Färbung abgeschiedener Kalkmassen. Beispiele hierfür finden sich in allen

---

[1]) Studien über das Protoplasma. Berlin 1881.

Gruppen der höheren Mycetozoen: so wird, um nur einen Fall anzuführen, der aus dem Plasma der *Trichia varia* abgesonderte gelbe Farbstoff zur Färbung der Sporenhaut, der Capillitiumröhren, der Sporocystenhaut und des Stieles verwandt.

Minder häufig findet sich der abgeschiedene Farbstoff in besonderen blasenförmigen, von erstarrtem Hyaloplasma umhüllten Vacuolen eingeschlossen. Solche »Excretblasen«, die nicht etwa »Zellen« darstellen (DE BARY nannte sie »Pigmentzellen«) finden sich nach DE BARY z. B. bei *Didymium complanatum* BATSCH (= *D. serpula* FR.) im Innern der Frucht, bei *Lycogala epidendrum* in der oberflächlichen Schicht der Rinde. Ich habe sie auch bei *Lycogala flavofuscum* sowohl zwischen den Capillitiumröhren des Fruchtinnern als in der Rinde angetroffen (Fig. 23, A i B), dort als ziemlich grosse, hier als kleine kugelige Gebilde. Solche Blasen enthalten fast überall auch körnige Ausscheidungen, niemals einen Kern und Plasma.

In der Fruchtwand und den Capillitiumtheilen von Cribrariaceen z. B. von *Cr. pyriformis* SCHRAD. fand ich den braunen Farbstoff zum Theil gebunden an massenhaft auftretende, relativ grosse (etwa 2,5—3 mikr. messende) runde glänzende Körner. Es sind dies offenbar dieselben braunen Gebilde, die DE BARY für die Plasmodien dieser Familie erwähnt. Sie werden aus dem Sporenplasma ausgeschieden und den Capillitien, sowie z. Th. auch der Fruchtwand, ziemlich reichlich eingelagert.

II. Verhalten gegen physikalische Agentien.

1. Verhalten gegen Temperaturen.

Im Allgemeinen übt mässige Wärme günstige Wirkungen auf die Mycetozoen-Entwicklung aus, während Kälte die Entwicklungsfähigkeit herabmindert. Daher sieht man zur warmen Jahreszeit an feuchten Lokalitäten faulende Pflanzentheile sich schnell mit Mycetozoen-Zuständen bedecken, während sie zur Winterszeit nur spärlich zu finden sind. Mässige Wärme zeigt namentlich auf Sporenkeimung und Plasmodienbildung einen günstigen Einfluss.

Ausführlichere experimentelle Untersuchungen über die Wirkung verschiedener Temperaturen auf verschiedene Zustände der Mycetozoen und auf verschiedene Arten hat KÜHNE geliefert, zunächst bezüglich des Amoebenstadiums einiger niederer Formen. KÜHNE fand mittelst einfacher Methode[1]), dass gewisse Meeresamoeben schon bei 35° C. abgestorben waren, wenn die Erwärmung 1 Minute dauerte; Süsswasser-Amoeben wurden bei dieser Temperatur und Zeitdauer nicht getödtet, doch erfuhren die Bewegungen Verlangsamung und der Plasmakörper contrahirte sich in der Regel zur Kugel. Unter gewöhnliche Temperaturverhältnisse gebracht, erhielten sie ihr früheres Aussehen sammt der ursprünglichen Bewegungsfähigkeit wieder. Bei 15 Minuten langer Erwärmung auf 35° trat vollständige Gerinnung ein, die Bewegungen kehrten nicht wieder.

Erwärmung bei 40° eine Minute lang bewirkte meistens Coagulation und damit Abtödtung. Die Amoeben stellten nunmehr kugelförmige, scharf und doppelt contourirte Blasen dar, welche einen grossen, trüben, im durchfallenden Lichte bräunlich aussehenden Klumpen einschlossen, der in der Regel mit einer Seite der Peripherie anlag. Der übrige Raum war mit einer durchsichtigen Flüssigkeit gefüllt, in welcher kleine Körnchen mit lebhafter Molecular-Bewegung umherwimmelten.

---

[1]) Das Protoplasma, Leipzig 1864, pag. 42; Er brachte in ein Probirglas soviel Wasser, dass dasselbe eine Thermometercuvette gerade bedeckte und hängte das Gläschen in ein grosses, im Sandbade erhitztes Wasserbad. Sodann liess er in das Probirglas einen kleinen von Amoeben erfüllten Tropfen fallen, als das Thermometer gerade 35° C. anzeigte und sog mit einer Pipette erst dann Wasser vom Boden des Glases heraus, bis das Thermometer nach dem Herausnehmen und Wiedereinsenken auf 35° gestiegen war. Durchschnittlich bedurfte es dazu einer Minute.

Erwärmung bei 45° eine Minute lang bewirkte Absterben sämmtlicher Amoeben; dieselben wurden in höckerige, durch und durch trübe, feste Klumpen umgewandelt, die schon bei der Uebertragung auf den Objektträger leicht zerbröckelten.

Auch über die Einwirkung niederer Temperaturen auf Amoeben hat Kühne Versuche angestellt:

Setzt man ein Schälchen mit amoebenhaltigem Schlamm mehrere Stunden in Eis, so findet man die Amoeben kurze Zeit darauf in der Form nicht verändert, allein die Bewegungen sind meistens ganz erloschen oder sehr träge. Während sich indessen der Objectträger wieder erwärmt, beschleunigen sich auch die Bewegungen und werden schliesslich wieder ganz normal. Ganz anders geht es dagegen den Amoeben, wenn man sie in Wassertropfen auf dem Objektträger rasch einfrieren lässt. K. legte die Glasplatten auf eine Kältemischung von Eis und Kochsalz, nahm sie herunter, wenn der Tropfen fest gefroren war und beobachtete die Amoeben vom Momente des Aufthauens an ohne Deckgläschen. Die Amoeben zeigten jetzt noch ihre gewöhnliche, unregelmässige Gestalt, die Bewegung trat aber selbst nach 12 Stunden nicht wieder ein. Sie waren sämmtlich mit sehr viel schärferen Contouren als gewöhnlich, stellenweise sogar mit doppelten versehen, der im Leben nicht immer sichtbare Kern erschien in allen ungemein deutlich, und das Innere war erfüllt von einer Anzahl unregelmässiger trüber Klumpen, welche Nahrungsreste einschlossen und sonst nur Körnchen ohne Molecularbewegung enthielten. Ein anderer Theil des Inhalts war dagegen ganz klar und hier tanzten feine Körnchen in lebhafter Molecularbewegung. Nach 24 Stunden zeigten sich die so veränderten Amoeben stark geschrumpft und zerfielen sehr leicht zu Bröckchen.

Brass1) untersuchte gleichfalls die Einwirkung verschiedener Temperaturen auf Amoeben gewisser Monadinen und kam zu folgenden Ergebnissen:

»Höhere Temperaturen, bis zu 25° R., werden gut ertragen. Sinkt die Temperatur langsam bis auf ungefähr 5° R., so werden zwischen 10° und 5° die Bewegungen etwas verlangsamt; sie nehmen aber sofort wieder an Energie zu, wenn ein Steigen der Temperatur stattfindet. Bei Temperaturen zwischen 5° und 2° R. stellen viele Amoeben ihre Bewegungen langsam ein, ohne sich wesentlich zu verändern; lässt man aber die Temperatur bis nahe zum Gefrierpunkt des Wassers sinken und erhält man diese Temperatur einige Stunden lang, so erfährt der Amoebenkörper mehrere charakteristische Veränderungen. Nach drei Stunden hatten sich die freien Amoeben alle in den Schlamm verkrochen; der Körper erschien abgerundet, die Schichten desselben waren kugelig oder stellt ziemlich regelmässige Teile einer Kugel dar. Central lag der Kern, um i herum das helle Ernährungsplasma; an einem Pole fand sich in den meist Fällen eine nicht contractile Vacuole. Das körnige »Nahrungsplasma« lag in For eines Kugelabschnittes um diese Vacuole herum, das homogene Bewegungsplasn bildete den übrigen Theil der Kugel. Dauerte die niedere Temperatur no länger, so erfolgte ein Abstossen des Bewegungsplasmas, es schnürte sich e

---

1) Brass, Biologische Studien. Theil I, Heft I. pag. 67.

und bildete 2 oder 3 (selten mehr) verschieden grosse, helle Kugeln, welche noch eine Zeit lang mit den gleichfalls abgerundeten sonstigen Plasmaschichten im Zusammenhang blieben, dann sich loslösten und im Wasser herumschwammen.

Auch über das Verhalten der Plasmodien gegen verschiedene Temperaturen stellte Kühne experimentelle Untersuchungen an.

So fand er unter Benutzung eines geeigneten Apparates[1]) dass z. B. Plasmodien von *Didymium Serpula* = *(D. complanatum*, Batsch), wenn sie nur 5 Minuten lang in den auf 30° erwärmten feuchten Raum gelegt wurden, ihre Bewegung aufgaben, die Plasmastränge sich in klumpige Maſsen mit vielen Hervorragungen verwandelten und die peripherischen flachen Ausbreitungen ganz verschwanden, sich ebenfalls in Klumpen umformend. Nach der Abkühlung erhielten sie indessen Bewegung und ursprüngliche Form wieder. Wurden dagegen die Plasmodien einer Temperatur von 35° ausgesetzt, so starben sie unter Coagulationserscheinungen ab.

Die Plasmodien von *Fuligo varians (Aethalium septicum)* vermögen nach Kühne etwas höhere Temperatur zu ertragen. Sie coagulirten erst bei 40° C. Plasmodien der eben genannten Art, die noch in voller Bewegung in einen mit Eis umgebenen engen Raum gebracht wurden, waren nach Ablauf einer Stunde bewegungslos. Ihre Ränder hatten sich sogar mit vielen Amoebenähnlichen Ausbuchtungen besetzt, die sich bei allmählichem Anwärmen als stark glänzende Kugeln abschnürten und unter Abstossung hyaliner Klumpen und vieler Körnchen zerplatzten. In dem hell gebliebenen Theile des Plasmodiums begann wieder die schönste Bewegung.

Lässt man Plasmodien von Didymien oder *Fuligo* auf einer Kältemischung einfrieren, so verlieren sie ihre Beweglichkeit gänzlich und sterben, wobei ihre äussere Gestalt erhalten bleibt.

Stahl[2]) studirte den Einfluss, den ungleiche Erwärmung verschiedener Theile eines und desselben Plasmodiums auf die Bewegungsrichtung desselben ausübt. Er stellte zwei gleich hohe grosse Bechergläser dicht neben einander, so dass die sich ausweitenden Ränder derselben einander berührten und sich in einer Ebene befanden. Beide Gläser wurden bis zum Rande angefüllt, das eine mit Wasser von 70° das andere von 30° Wärme. Ein *Fuligo*-Plasmodium, das auf einem wasserdurchströmten Papierstreifen sich lebhaft vorwärts bewegt hatte, wurde mit seiner vorderen Hälfte ins kühle, mit seinem anderen Theile ins warme Wasser getaucht. Der vorher prall erfüllte Vorderrand begann schon nach kurzer Zeit sich zu entleeren, während die in dem warmen Medium eingesenkten Aeste anschwollen und reiche Verzweigungen zu bilden anfingen. Ersatz des warmen Wassers durch kaltes und umgekehrt brachte nach einiger Zeit eine sichtbare Translokation des Plasmas zu Stande (Thermotropismus).

2. Verhalten gegen Elektricität.

Betreffs dieser Frage hat Kühne Untersuchungen angestellt, sowohl an Amoebenzuständen, als an Plasmodien. Sie führten zu dem wichtigen Resultat, dass beiderlei Entwicklungsstadien sich ebenso verhalten, wie die Muskelsubstanz, d. h. sie sind irritabel und contractil.

Der genannte Forscher experimentirte zunächst mit Süsswasser-Amoeben, die er zu vielen in einem Tropfen zwischen zwei auf Glasplatten gekittete dünne Platinbleche brachte und nun eine Reihe mässiger Inductionsschläge durchgehen liess. Der Erfolg war, dass alle Amoeben sich zur Kugelform zusammengezogen. Kurz nachher begannen sie ihre Bewegungen wieder, um sich bei erneuerter Reizung wiederum sämmtlich in Kugeln zu verwandeln. Verstärkt man die Induktionsschläge, so platzen die Kugeln plötzlich und es schiesst aus jeder ein wurstförmiges Gerinnsel hervor, das fast immer den Kern mit sich führt. Reizt man Amoeben immer von Neuem, sobald sie Lust zeigen, sich wieder auszudehnen und wendet man dabei die Vorsicht an, nicht so weit zu gehen, dass ein Zerplatzen erfolgt, so hört schliesslich alle Bewegung auf, und man erhält eine bewegungslose Kugel, welche immer undurchsichtiger und trüber wird und endlich einen kugeligen geronnenen Klumpen darstellt.

---

[1]) Kühne, Das Protoplasma, pag. 86.

[2]) Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884. pag. 173.

Reizt man Amoeben, welche grössere Ingesta aufgenommen haben (z. B. Bacillarien) auch nur in schwacher Weise, bis sie Kugelgestalt angenommen, so stossen sie ihre Nahrung aus (ganz ähnlich wie bei der Sauerstoff-Entziehung).

Dass auch die Plasmodien reizbar und contractil sind, geht aus Folgendem hervor. Ein Plasmodium, das auf der Glasplatte erzogen wurde, hatte einen Ast mit der breiten peripherischen Ausbreitung zwischen die Platinbleche getrieben. Es wurde ein Zeitpunkt gewählt, wo die Bewegung in diesem Aste besonders lebhaft nach der Elektrodenlücke hin zu strömen begann, und nachdem der Kreis geschlossen worden war, wurden die Rollen des Apparats allmählich über einander geschoben. Noch ehe das Maximum der Stromesintensität erreicht war, kehrte die Strömung in dem Faden um, während sich die gewulsteten Ränder nach der flachen Ausbreitung zurückzogen und sich hier allmählich ausglichen. Nach Unterbrechung der Inductionsschläge kehrten die Körnchen alsbald wieder zurück und das Hin- und Zurückfliessen wiederholte sich wie vorher.

Dass das Plasma der Mycetozoen sich wie ein Muskel verhält, wurde ferner durch folgendes ingenieuse Experiment KÜHNE's[1]) erwiesen. Er füllte den Darm eines grossen Wasserkäfers *(Hydrophilus piceus)* mit einem Brei, der durch Anrühren von gepulverten, trocknen Plasmodien mit Wasser hergestellt wurde. Diese kleine Plasmawurst wurde quer über die Electroden gelegt und im feuchten Raume 24 Stunden liegen gelassen. Nach dieser Zeit war der Darm praller angefüllt. Als K. nun die Ströme des Inductionsapparates mit beinahe über einandergeschobenen Rollen nur einige Sekunden wirken liess, kontrahirte sich die Wurst gerade wie eine kolossale Muskelfaser, sodass sie an Dicke augenscheinlich zunahm, und das eine Ende von den Electroden herunterglitt. Durch Ziehen an den Enden des Schlauches wurde er wieder in die vorige Lage gebracht, und der Apparat wieder in Thätigkeit gesetzt. Jetzt musste ein stärkerer Strom in Anwendung kommen, um die Verkürzung erfolgen zu lassen, und diese betrug bei einer Länge des Schlauches vom 6. Mm., 2 Mm. Das Plasma war jetzt nicht mehr reizbar, weil bereits abgestorben.

3. Verhalten zum Licht.

Nach den bisher in dieser Richtung angestellten Versuchen und Beobachtungen lässt sich nicht verkennen, dass das Licht auf Bewegung und Entwicklung der vegetativen Zustände, von denen seither meist nur die Plasmodien Berücksichtigung fanden, einen gewissen Einfluss auszuüben vermag.

Auf die Plasmodien der bekanntlich in Gerberlohe lebenden *Fuligo vari*

---

[1]) Untersuchungen über das Protoplasma, pag. 30 ff. pag. 74 ff.

(Aethalium septicum) wirkt nach HOFMEISTER[1]) das Licht in folgender Weise ein: So lange jene Zustände noch jung und noch nicht zur Sporenbildung bereit sind, werden sie durch Licht von geringer Intensität an die Oberfläche der Gerberlohe gelockt[2]). Steigerung der Lichtintensität hat ein Sichzurückziehen der Plasmodien in das Substrat zur Folge. SACHS zeigte, dass *Fuligo*-Plasmodien, die im Dunkeln aus der Lohe hervorgekrochen sind, unter dem Einfluss des Lichtes sich wieder in dieselbe zurückziehen. Einseitige Beleuchtung mit diffusem oder mit Sonnenlicht bewirkt nach den Experimenten BARANETZKI's[3]), und STAHL's[4]), dass die Plasmodien sich von der Lichtquelle abwenden. Sie können dabei, wenn sie sich noch auf ihrem ursprünglichen Substrat (Lohe) befinden, in dasselbe zurückziehen, wie bereits HOFMEISTER beobachtete. Jenes Ergebniss wurde von BARANETZKI in der Weise gewonnen, dass er die aut horizontal ausgebreitetem feuchten Fliesspapier befindlichen Plasmodien einseitig durch parallel zur Papierfläche einfallendes Licht beleuchtete. In diffusem Licht trieben die Plasmodien nach ½ Stunde, in Sonnenlicht bereits nach ¼ Stunde an der Schattenseite relativ ansehnlichere Pseudopodien, welche die Bewegung nach dieser Seite vermittelten.

Zu ähnlichen Resultaten gelangte SOROKIN[5]) an Plasmodien von *Dictydium ambiguum*. Er brachte Theile eines Plasmodiums, die lebhafte Körnchenbewegung zeigten, in den Dunkelschrank, wo sie unter sonst normalen Bedingungen bei 22° R. gehalten wurden. Nach Verlauf einer Stunde hörte die Bewegung der Körnchen auf. Ans Licht gebracht liess das Plasmodiumstück dieselbe nach 30 Minuten wieder deutlich wahrnehmen. S. fand ferner, dass die Plasmodienbewegung bei jenem Schleimpilz Abends (nach 9 Uhr) aufhörte und hält es für wahrscheinlich, dass auch bei anderen Mycetozoen die Plasmabewegung in der Nacht sistirt wird.

Die Bewegungen der Plasmodien werden besonders durch die stärker brechbaren Strahlen beeinflusst.

Nach BARANETZKI blasst die Färbung gewisser Plasmodien im Licht ab und wird im Dunkeln nicht regenerirt.

Ueber etwaige besondere Reizwirkungen des Lichtwechsels auf die Plasmodien fehlen noch Beobachtungen.

Auf die Ausbildung der Fructificationsorgane scheint das Licht keinen besonderen Einfluss auszuüben. Für *Dictyostelium mucoroïdes* und *Polysphondylium violaceum* wenigstens wurde von BREFELD[6]) durch das Experiment festgestellt, dass diese Organismen im Dunkeln eben so baldige und eben so üppige Fructification eingehen, wie im Licht. Ob andere Formen sich in gleicher Weise verhalten, bleibt noch zu untersuchen.

---

[1]) HOFMEISTER, Pflanzenzelle. pag. 20 ff. — Allgemeine Morphologie. 1868, pag. 625.

[2]) Es dürfte wohl die Frage zu erwägen sein, ob nicht in dem Sauerstoffbedürfniss der Plasmodien der wahre Grund für das Heraustreten aus dem Substrat zu suchen sei, zumal sie auch im Finstern aus der Oberfläche der Lohe hervortreten.

[3]) Mem. de la soc. d. sc. nat. de Cherbourg 1876.

[4]) Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884, pag. 167.

[5]) Grundzüge der Mycologie. pag. 466 ff. (JUST, Jahresbericht 1877). — Vergl. auch PFEFFER, Pflanzenphysiologie Bd. II., pag. 386. — SACHS, Lehrbuch der Botanik. 4. Auflage, pag. 721. — DETMER, System der Pflanzenphysiologie (SCHENK'S, Handbuch Bd. II., pag. 73). — STRASSBURGER, Wirkung des Lichts auf Schwärmsporen, 1878.

[6]) *Dictyostelium mucoroïdes*, ein neuer Organismus aus der Verwandtschaft der Myxomyceten (Abhandl. d. Senkenberg. Gesellschaft Bd. VII). — Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mycologie. Heft VI. Myxomyceten.

4. Verhalten zur Schwerkraft.

Nach der Auffassung Hofmeister's[1] steht die Gestalt sowohl, als die Richtung der Bewegung bei den Plasmodien in einem Abhängigkeitsverhältnisse zur Schwerkraft. Zu einem gleichen Ergebniss gelangte Rosanoff[2], nach dessen mit Fehlerquellen behafteten Untersuchungen die Plasmodien negativen Geotropismus besitzen. Dagegen fand Strassburger[3], dass der Geotropismus auf die Bewegung der Plasmodien keinen Einfluss ausübt; denn Plasmodien, welche auf vertical gestellten und vor Licht geschützten Platten gehalten wurden, bewegten sich in jeder beliebigen Richtung. Für die Richtigkeit der Strassburger'schen Ansicht sprechen auch die Versuche Pfeffer's[4], Jönsson's[5] und Stahl's[6].

Auch auf die Richtung, Form und Ausbildung der Früchte der höheren Mycetozoen scheint die Schwerkraft keinen besonderen Einfluss auszuüben. Für *Dictyostelium mucoroïdes* wurde dies durch besondere Versuche von Brefeld constatirt, und bei anderen Formen verhält sich die Sache wohl kaum anders, wie man sich durch Beobachtungen, die im Freien an *Arcyrien*, *Stemonitis*-Arten *Didymium* etc. leicht zu machen sind, überzeugen kann, da oft an demselben Substrat die verschiedenen Oberflächentheile, auf der sich die Fruchtträger entwickeln, alle möglichen Stellungen zum Erdradius einnehmen.

5. Verhalten gegen den richtenden Einfluss des Wassers (Rheotropismus)

Nach den Experimenten Schleicher's[7], Jönsson's[8] und Stahl's (l. c.) wird unter gewissen Verhältnissen die Richtung der Plasmodienbewegung bestimmt durch die Richtung der Bewegung der Wassertheilchen im Substrat.

Die Versuchseinrichtung war folgende: Ein in voller Lebenskraft befindliches Plasmodium ward auf einen Streifen zusammengefalteten Fliesspapiers gebracht, und dieser Streifen über den Rand eines mit Wasser gefüllten Gefässes so aufgehängt, dass das eine Ende des Papiers das Wasser im Gefäss berührte, während das andere Ende frei aus dem Gefässe heraus hing. Sorgt man nun dafür, dass der Wasserstrom von dem Gefäss aus durch das Papier hindurch nicht allzu stark ausfällt (damit das Plasmodium durch die Triebkraft des Wassers nicht zurückgestossen wird) und dass die Lebensbedingungen für das Object normale bleiben, so bewegt sich das Plasmodium, gleichviel auf welcher Stelle des Papiers es sich befindet, der Wasserquelle zu und erreicht endlich den Rand des Wassers. Werden bei demselben Versuche mehrere Plasmodien verwendet, und auf verschiedene Punkte des Streifens vertheilt, so treffen sie unter Umständen am Wasserniveau zusammen, falls sie nicht unterwegs schon zusammengeflossen sind. Wird während der Wanderung das ursprünglich tiefere Ende des Streifens in Wasser getaucht und höher angebracht, als das andere, so kehrt mit dem Strom auch bald das Plasmodium seine Bewegungsrichtung um und bewegt sich der Strömung entgegen.

---

[1] Hofmeister, Die Pflanzenzelle 1867, pag. 20.

[2] Sur l'influence de l'attraction terrestre des Plasmodes des Myxomycètes (Mem. de la Soc. des sc. nat. de Cherbourg 1868, pag. 155).

[3] Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen 1878.

[4] Pflanzenphysiologie, pag. 388.

[5] Deutsche botan. Gesellsch. 1883. pag. 513.

[6] Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884, pag. 168.

[7] In: Strassburger, Wirkung des Lichts und der Wärme auf die Schwärmsporen. Je 1878, pag. 71.

[8] Der richtende Einfluss strömenden Wassers auf wachsende Pflanzen und Pflanzentheil Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft 1883. pag. 512.

Das eben geschilderte eigenthümliche Verhalten der Plasmodien zur Wasserströmung im Substrat hat Jönsson als Rheotropismus bezeichnet und zwar, da die Richtung der Plasmodienbewegung unter jenen Verhältnissen entgegenläuft der Richtung des strömenden Wassers, als negativen Rheotropismus (Positiven Rheotropismus zeigen nach Jönsson unter ähnlicher Versuchsanordnung (aber mit Nährlösungen) die Mycelien gewisser Schimmelpilze).

6. Verhalten gegen die Vertheilung der Feuchtigkeit im Substrat.
(Hydrotropismus).

Wie Stahl[1]) neuerdings zeigte, breiten sich Plasmodien, die unter dem Einfluss des Wasserstromes auf Filtrirpapierstreifen gekrochen sind, und mit diesen auf die Mitte von Glasplatten gebracht werden, welche man mit einer mehrfachen Lage schwedischen Filtrirpapiers bedeckt hat, im dampfgesättigten Dunkelraum gleichmässig strahlig auf dem durchnässten horizontalen Substrate aus. Wenn man nun im trocknen Raum das Papier langsam abtrocknen lässt, so zieht sich die Plasmodienmasse nach den am längsten feucht gebliebenen Stellen hin, wie auch bereits Kühne[2]) beobachtete.

Befestigt man über dem nur noch mässig feuchten Papier einen feuchten Körper in geringem (etwa 2 Millim. betragenden) Abstande und bringt das Ganze in einen dunkeln lufttrocknen Raum, so erheben sich Aeste am Plasmodium senkrecht in die Höhe und wandern auf den feuchten Körper (Holzstückchen, Gelatinetropfen auf einem Objectträger etc.) über.

Aus solchen Versuchen folgt, dass die Plasmodientheile sich den Wassertheilchen in resp. ausserhalb des Substrats zuwenden. (Positiver Hydrotropismus, Stahl).

Andere Erscheinungen deuten nach Stahl auf einen negativen Hydrotropismus, so der Umstand dass die Plasmodien von den feuchteren Theilen des Substrats schliesslich wegwandern, nach weniger feuchten prominirenden Punkten hin, woselbst sie fructificiren. Auch die Senkrechtstellung der gestielten Sporocysten zu ihrer Unterlage erklärt der genannte Forscher aus der letzteren Form des Hydrotropismus[3]). Für diese Erklärung scheinen mir auch Beobachtungen zu sprechen, die ich an *Comatricha Friesiana* de Bary, *Dictydium cernuum* Pers. und anderen gestielten Mycetozoen zu machen Gelegenheit hatte, dass nämlich die Fruchtträger (Stiele) um so länger wurden, je feuchter die Unterlage war.

7. Verhalten gegen andere mechanische Einwirkungen.

Erschütterungen, Druck, Stösse und andere mechanische Einwirkungen üben wie auch Pfeffer[4]) angiebt, Reize auf die vegetativen Zustände (Amoeben, Plasmodien) aus, infolge deren Contractionen des Plasmakörpers (Einziehung der Pseudopodien, Abrundung) erfolgen. Trägt man eine Amoeben-Cultur in der

---

[1]) Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884. pag. 149.

[2]) Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität. 1864. pag. 82.

[3]) Man vergleiche auch Wortmann, Ein Beitrag zur Biologie der Mucorineen. Bot. Zeit. 1881. Dieser Autor erklärte bereits die Senkrechtstellung der Sporangienträger von *Mucor* als eine Folge ihrer Eigenschaft, sich von feuchten Flächen wegzuwenden in die weniger feuchte Luft.

[4]) Pflanzenphysiologie II. pag. 390.

Tasche einige Zeit mit sich herum, oder schüttelt man sie öfter, so runden sich alle Amoeben ab, und treten, wenn die Erschütterungen gar zu lange andauern in den Cystenzustand ein.[1])

Dass Plasmodien durch Zerschneiden in einzelne Stücke nicht getödtet werden, wurde bereits oben erwähnt. Sobald der durch diesen Eingriff hervorgerufene Reiz vorüber ist, erfolgt auch an der Schnittstelle wieder Pseudopodienbildung.

8. Trophotropismus.

Diese von Stahl[2]) untersuchte und unterschiedene Eigenschaft äussert sich darin, dass die vegetativen Zustände (und zwar sind bisher *Fuligo*-Plasmodien untersucht) sich von Stellen, wo die Ernährungsbedingungen unzureichend oder gar nicht vorhanden sind, nach anderen Punkten hin bewegen, wo günstigere Ernährungsverhältnisse obwalten. Stahl führt u. A. folgende Belege an: So lange einem an der Innenwand eines Glases befindlichen Plasmodium von unten nur reines Wasser zugeführt wird, breitet es sich gleichmässig aus; wird dem Wasser aber Lohinfus hinzugesetzt, so wandert das Plasmodium nach unten und sendet bald zahlreiche Verzweigungen in die Nährflüssigkeit hinein. Im Wesentlichen derselbe Effect wird erreicht, wenn man in die Bodenflüssigkeit in die Nähe des Plasmodiums Lohestückchen bringt. Sie werden sehr bald von zahlreichen Plasmaärmchen umfasst, die nach ihnen hin getrieben wurden.

III. Verhalten gegen chemische Agentien.

I. Verhalten gegen Gase.

A. Verhalten gegen Sauerstoff.

Aus den Experimenten, die von Kühne[3]), Brass[4]), Stahl (l. c.) und mir angestellt wurden mit Bezug auf die Frage, welche Wirkungen Sauerstoff-Entziehung auf die verschiedenen Entwicklungsstadien der Mycetozoen auszuüben vermöge, ergiebt sich zunächst als Facit, dass die vegetativen Zustände sowohl, als die fructificativen sich im Allgemeinen als entschieden sauerstoffbedürftig erweisen.

Es war dieses Resultat eigentlich schon *a priori* zu erwarten und zwar in Rücksicht auf die Thatsache, dass den Mycetozoen die Fähigkeit mangelt, Zersetzungsprozesse hervorzurufen, welche den Charakter von Gährung oder Fäulniss tragen.

Die Wirkung schneller Sauerstoff-Entziehung oder Absperrung äussert sich gemeiniglich in einer Destruction des Plasmakörpers, die mit dem Tode des betreffenden Zustandes (Schwärmer, Amoebe, Plasmodium, Spore) endigt, wenn die Entziehung länger andauert. Im Verlaufe der Wirkung erfolgt in der Regel 1. Abscheidung gröberer Ingesta, wenn solche vorhanden, 2. Sistirung der Bewegung, Einziehung der Bewegungsorgane (Cilien, Pseudopodien), Abrundung und Quellung des Körpers, 3. Abstossung des Hyaloplasmas in Blasenform und Zerfliessen resp. Zerplatzen des Körpers, oder aber Gerinnung des Plasmas unter Kugelbildung. Dazu kommt noch der eigenthümliche Umstand, dass oft peripherisch eine Membran entsteht.

---

[1]) Vergl. Brass, Biol. Studien, Heft I, pag. 67.

[2]) l. c. pag. 163 ff. Vergl. auch Pfeffer, Locomot. Richtungsbewegungen d. chem. Reize. 1884.

[3]) Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität. Leipzig, 1864.

[4]) Brass, Biologische Studien, Heft 1. Halle 1883.

Der Einfluss sehr allmählicher Sauerstoffentziehung giebt sich in Bildung on Ruhezuständen kund.

Um die Wirkung schneller Sauerstoff-Entziehung zu prüfen, genügt es ach meinen Erfahrungen für sehr kleine Formen, die betreffenden vegetativen ustände unter Deckglas zu halten, dessen Ränder man mit Provenceröl vertreicht. Will man den Sauerstoff durch Gase (Kohlensäure, Wasserstoff) verängen, so finden am besten die **Geissler**'schen oder andere Gaskammern nwendung.[1])

Zur Illustration der vorhin im Allgemeinen angegebenen Wirkungen mögen olgende Beispiele dienen:

1. Schwärmer von *Mastigomyxa avida*: Der diese Zustände in Menge entaltende Tropfen wurde mit Deckglas bedeckt und dessen Ränder mit Proveneröl verstrichen. Schon nach einer Viertelstunde wurde die Schwärmthätigkeit erabgemindert, die Cilienbewegung also verlangsamt, die vorher lebhaft amoeoide Bewegung des Plasmakörpers gleichfalls beschränkt und seine Form mehr geundet. Als fernere Erscheinung kam noch hinzu, dass sämmtliche Individuen die aufgenommene Nahrung (Schwärmsporen, chlorophyllgrüner Algen), mochte diese nun kaum erst durch die Verdauung angegriffen, also noch grün, oder bereits ins Gelbe oder Braune verfärbt sein, aus dem Plasmakörper ausstiessen, ein Prozess, der sich bald schnell bald langsam vollzog. Schliesslich erschienen daher alle Schwärmer farblos. Dabei wurde die Fähigkeit der Zweitheilung aufgehoben, das Plasma blasser und daher der Kern sehr deutlich. Nach einstündiger Cultur unter diesen Verhältnissen erschien das Plasma grobkörnig, wie geronnen; es trat eine Sonderung der Körnchen von dem Hyaloplasma ein, das mehr und mehr bauchig hervortrat, um dann mit einem Ruck zu platzen. Während aller dieser zum Tode führenden Vorgänge bleibt die Cilie noch erhalten, ja bewegungsfähig.

Wird vor Abschnürung des hyalinen Plasmas der Cultur frisches, sauerstoffhaltiges Wasser zugeführt, so erlangen die Zellen wieder Leben und Bewegung.

Schwärmer derselben Art aus einer andern Cultur wurden 24 Stunden unter Deckglas gehalten (im feuchten Raume). Nach Ablauf dieser Frist zeigte sich, dass der Plasmakörper eine zarte Haut abgeschieden und innerhalb derselben zu einer körnigen Masse coagulirt war.

Das entschiedene Sauerstoffbedürfniss der Schwärmer von *Mastigomyxa* zeigte sich übrigens auch in der massenhaften Ansammlung derselben an der Oberfläche der Infusionen.

(Zahlreiche Beobachtungen an anderen Mycetozoen machen es mir wahrscheinlich, dass alle Schwärmer bei Sauerstoff-Abschluss ihre Ingesta fahren lassen).

2. Amoebenzustände von *Diplophysalis Nitellarum*. Sie wurden in nicht grosser Anzahl in den Tropfen gebracht, der mit dem Deckglas bedeckt ward, worauf dessen Ränder mit Provenceröl verstrichen wurden. Die eingestellte Amoebe zeigte einzelne Pseudopodien, und im Inhalt zahlreiche kleine Stärkekörnchen, ein Chlorophyllkorn und ein paar Vacuolen. Der Kern war durch das feinkörnige Plasma und jene Ingesta gänzlich verdeckt. Im Verlauf von 2½ Stunden machten sich folgende Veränderungen bemerkbar. Die Pseudopodien wurden eingezogen, die Stärkekörnchen ausgestossen, der Körper schwoll allmählich bedeutend auf, und wurde blass und sehr feinkörnig, dabei bildete sich eine grosse Vacuole, in der jetzt der Kern in voller Klarheit und von schwach bläulicher Färbung zu

---

[1]) **Kühne**, l. c., beschreibt eine solche.

sehen war. Ausserdem entstand ein scharfer hautähnlicher Contour und schliesslich wurde das Plasma grobkörnig. Die Amoebe war vollständig abgestorben. Andere Amoeben desselben Präparates verhielten sich in ähnlicher Weise, doch traten bei einigen jene Wirkungen erst ein paar Stunden später hervor. Die Ingesta können auch ganz oder z. Th. beibehalten werden.

Amoebenzustände einer in Schlamm lebenden Art. Kühne leitete 24 Stunden lang einen Strom von Wasserstoff über die Amoeben. Der Erfolg war, dass viele zu bräunlichen undurchsichtigen, von doppelten Contouren begrenzten Kugeln wurden, durch Coagulation. Ein Theil der Amoeben sah unverändert aus, doch waren sie gleichfalls bewegungslos, in sauerstoffhaltiger Atmosphäre nahmen sie aber allmählich wieder Bewegung an.

3. Plasmodiumzustände. Wie Kühne zeigte, sind auch die Plasmodien der höheren Mycetozoen sauerstoffbedürftig. Der beweisende Versuch war folgender: Er brachte reife Früchte eines *Didymium* mit einem Stückchen des Substrats in ein Kölbchen, füllte dies mit ausgekochtem Wasser und kehrte es unter Quecksilber um. Das Präparat stieg nach dem Boden des Glases empor, seine Substanz quoll, entwickelte sich aber nicht zum typischen Plasmodium. Er liess nun einige kleine Luftblasen in dem Kölbchen emporsteigen. Schon nach 5 Stunden hatte sich das Plasma über den Boden des Kölbchens netzförmig ausgebreitet und zeigte schon die Bewegungen. Kocht man das Wasser nicht aus, so findet die Entwicklung so gut statt, wie in der Luft. Leitet man durch eine Gaskammer, in der Plasmodien erzogen werden, um den Sauerstoff zu vertreiben viele Stunden Wasserstoff, so erfolgt keine Weiterentwicklung; an die Luft gebracht zeigten die Plasmodien dieselbe schon nach wenig Stunden.

4. Dauerzustände[1]. Die Sporen von *Vampyrellidium vagans* waren (unter Deckglas mit Oelverschluss) nach 22 Stunden abgestorben, der vorher schwach oder gar nicht sichtbare Kern wird dabei stark lichtbrechend. Das hyaline Plasma zieht sich auf einen kleinen Raum zusammen, das feinkörnige Reserveplasma gerinnt und bildet kleine Klümpchen, die um den Kern herumgelagert sind.

Versuche mit Sporen höherer Mycetozoen, z. B. *Arcyria cinerea*, ergaben ein ähnliches Resultat: 48stündiger Sauerstoffabschluss tödtete sie ab. Das Plasma gerann, der vorher sichtbare kleine Kern trat scharf hervor eben so der helle Hof um denselben.

Aus allen meinen Versuchen geht zugleich hervor, dass man die Sauerstoff-Absperrung benutzen kann als Mittel zum Nachweis des Zellkerns; ferner, dass die Dauerzustände im Ganzen minder leicht durch Sauerstoff-Absperrung getödtet werden, als die vegetativen Zustände, was offenbar darin liegt, dass die Dauerzustände mit Membran umkleidet sind.

Im Hinblick auf die Empfindlichkeit vieler Mycetozoen gegen Sauerstoff-Abschluss ist es angezeigt, ein und dasselbe Object nicht zu lange unter Deckglas zu lassen, die Wasserschicht unter demselben möglichst hoch zu halten und womöglich einige chlorophyllgrüne Algen in den Beobachtungstropfen einzutragen. Wo es irgend angängig ist, sollte man sehr empfindliche Objecte im unbedeckten Tropfen beobachten. Zu den gegen Sauerstoff minder empfindlichen Monadinen gehören nach meinen Versuchen die Vampyrellen und namentlich *Leptophrys vorax* Cienk. Tagelang unter Deckglas gehalten bleiben ihre Cysten doch vollkommen lebensfähig und entlassen Amoeben, die sich unter Deckglas ernähren, durch Zweitheilung vermehren und endlich wieder encystiren.

---

[1] Nach eigenen Versuchen.

Die Frage, ob nicht durch einseitige Sauerstoffzufuhr die Bewegungen der Plasmodien beeinflusst werden, wurde neuerdings von Stahl (l. c.) geprüft und bejaht. Er brachte z. B. mit einem *Fuligo*-Plasmodium bedeckte ungef. 1 Ctm. breite Filtrirpapierstreifen an die Innenwand enger Glascylinder. Diese wurden bis zur Hälfte der Höhe der Streifen mit abgekühltem, vorher durch Auskochen von der Luft befreitem Wasser angefüllt und darüber eine dünne Oelschicht gegossen. Der untere Theil der Plasmodien befand sich also unter Wasser, zu welchem der Sauerstoff der Luft einen jedenfalls in hohem Grade erschwerten Zutritt hatte, während der obere Plasmodientheil freien Sauerstoffzutritts sich erfreute. Schon nach wenigen Stunden zeigten sich die unter Wasser befindlichen Stränge beinahe inhaltsleer, und nach und nach wanderte sämmtliches Plasma in die frei an der Luft befindlichen Verzweigungen, während unter der Oelschicht nur noch die leeren Hüllen der Stränge, in einzelnen Fällen auch abgestorbene Theile wahrzunehmen waren.

B. Verhalten gegen Kohlensäure.

Von Seiten Kühne's1) sind Versuche sowohl mit Amoebenzuständen niederer, als mit Plasmodien höherer Mycetozoen angestellt worden, deren Ergebniss folgendes war:

Leitet man über gewisse Amoeben nur eine Stunde lang Kohlensäure, so erlöschen die Bewegungen vollständig und die Objekte wandeln sich sämmtlich in bräunliche, undurchsichtige, von doppelten Contouren begrenzte Kugeln um, deren Hyaloplasma bisweilen blasenartig aufgetrieben erscheint. Diesen Kugeln mangelt weitere Lebensfähigkeit, wie schon, abgesehen von ihrem Aussehen, daraus hervorgeht, dass sie auf Inductionsschläge nicht mehr reagiren. Auch wenn man mit der Kohlensäure zugleich kleine Mengen von Luft über die Amoeben leitet, tritt die zum Tode führende Coagulation ein.

Mit Plasmodien (z. B. von *Didymium*) angestellte Experimente ergaben etwa gleiche Resultate; 24 Stunden in Kohlensäure gehalten gingen sie zu Grunde.

C. Verhalten gegen andere Gase.

Das Verhalten gegen andere Gase ist noch nicht näher studirt worden. Nur bezügl. der Einwirkung des Wasserstoffs liegen von Kühne Untersuchungen vor, die bereits auf pag. 86 angeführt wurden. Doch ist es wahrscheinlich, dass die schädlichen Wirkungen des Wasserstoffes mehr auf Sauerstoff-Verdrängung, als auf giftigen Wirkungen dieses Gases selbst beruhen.

2. Verhalten gegen andere chemische Körper.

Betreffs dieses Punktes liegen einige Untersuchungen vor, die von de Bary2), Kühne3), Hofmeister4), Brass5) und Stahl6) stammen.

In einer wässrigen, sehr verdünnten Veratrinlösung sterben nach Versuchen Kühne's die Plasmodien der höheren Mycetozoen leicht ab, kleine rascher, als grössere, welche letztere in dem Gifte etwa 6 Stunden lang ihre

---

1) Untersuchungen über das Protoplasma, pag. 41 u. 89.

2) Mycetozoen. 2. Aufl.

3) Untersuchungen über das Protoplasma. pag. 84—86.

4) Die Pflanzenzelle.

5) Biolog. Studien. Heft I, pag. 68.

6) Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884. pag. 155 ff.

Lebensdauer behielten. Die Bewegung verlangsamt sich allmählich, die Körnchen werden entfärbt, alle hyalinen Ränder trüben sich, zahlreiche kolbenförmige Auswüchse mit trübem Inhalt treten hervor und stossen theilweise blasse, schwach granulirte Blasen aus. Unter Einwirkung von Aether-, Chloroform- oder Ammoniak-Dämpfen gehen die Plasmodien gleichfalls bald zu Grunde. Legt man sie nur einen Augenblick in einen Raum, der nur schwach nach Ammoniak riecht, so findet man dann alles Plasma glatt ausgebreitet, zerflossen. Unter dem Mikroskop erscheint es dabei umgewandelt in eine grosse Anzahl gefärbter Tropfen, die auch nach längerer Aufbewahrung nicht wieder zusammenfliessen und keine Bewegung zeigen. In Aether und Chloroformdämpfen erlischt die Bewegung zuerst nur an einigen Stellen, sie kann aber dort nach einem Aufenthalte von mehreren Stunden im feuchten Raume wiederkehren. Setzt man die Plasmodien diesen Dämpfen längere Zeit aus, in Aether 5 Min., in Chloroform 15, so kehrt die Bewegung nicht wieder. BRASS, l. c., setzte Amoebenculturen neutrale Salzlösungen (Kali-, Natron- Kalksalze[1]) zu und beobachtete, dass das Hyaloplasma in Blasenform sich abschnürte. Auch Safraninlösung zeigte ähnliche Wirkung, wobei auch noch unverdaute Ingesta abgeschieden wurden. Nach Zusatz von sehr schwacher Alaunlösung zog sich das Hyaloplasma gewisser Amoeben in lange dünne Pseudopodien aus, welche abwechselnd eingezogen wurden, bis nach Verlauf von etwa ½ Stunde die Amoeben starben. Concentrirte Lösungen von Glycerin, Zucker, 5%ige Lösung von Kalisalpeter oder Kochsalz bringen, wie KÜHNE zeigte, die Plasmodien zur Abrundung und Zusammenziehung in kugelige Massen mit hyalinen Säumen. Nach Aussüssen mit Wasser treten die Bewegungserscheinungen wieder auf. Stark verdünnte Zuckerlösungen, sowie 0,1%ige Lösungen von Kochsalz, phosphorsaurem Natron, schwefelsaurem Natron haben nach KÜHNE andere Wirkungen, insofern sie nicht Zusammenziehungen bewirken. sondern die Plasmodien dünnflüssiger, wasserreicher machen und die Stränge zu grosser Veränderlichkeit anregen. Infolge einseitiger Berührung mit solchen Stoffen oder ihren Lösungen werden, wie DE BARY und STAHL (l. c.) zeigten, die Plasmodien gleichfalls zu Bewegungen angeregt.

IV. Wirkungen der Mycetozoen auf das Substrat.

Manche Mycetozoen sind befähigt Cellulose zu lösen. Hierher gehören in erster Linie *Vampyrellidium vagans* Z., *Endyomena polymorpha* Z. und *Enteromyxa paludosa* CIENK., sie lösen die ganze Membran der als Nahrung dienenden Zellen auf; ferner sind hierher zu rechnen die in chlorophyllgrünen Algen lebenden Vampyrellen, Pseudosporen etc., die meist nur eine eng umschriebene Stelle der Wirthsmembran zum Zwecke blossen Eindringens zur Auflösung bringen. Auch *Plasmodiophora Brassicae*, deren Plasmastränge bekanntlich die Membran der Kohlwurzelzellen durchbohren, sowie GÖBEL's *Tetramyxa parasitica* gehört hierher.

Manche lösen cutinisirte Membranen, wie das auch in Pollenkörner von *Pinus* eindringende *Vampyrellidium vagans*.

Andere sind im Stande, verholzte Membranen zu lösen. Hierher gehören wahrscheinlich alle todtes Holz bewohnenden höheren Mycetozoen, deren Amoeben von Zelle zu Zelle wandern, sowie die *Plasmodiophora Brassicae* Wor. und *Tetramyxa parasitica* Göbel.

---

[1] Concentrationsgrad nicht angegeben.

[2] Untersuchungen aus dem physiol. Institut der Universität Heidelberg Bd. II. pag. 2[illegible]. 1878.

(Ob manche in Bacillarien parasitirenden Monadinen die Fähigkeit haben, die verkieselten Membranen ihrer Wirthe zum Zweck des Eindringens stellenweise zu lösen, darüber fehlen noch Erfahrungen; doch ist zu vermuthen, dass sie die Grenze der beiden Schalenhälften als Eindringstelle benutzen, da sie nach meinen Beobachtungen an jener Region ausschlüpfen.)

Manche lösen Stärkekörner auf. Ein ausgezeichnetes Beispiel bietet *Protomonas amyli*. Ihr Plasmakörper umfliesst die Stärkekörner der Kartoffel und corrodirt sie in auffälliger Weise, sodass dieselben oft stachelich und schliesslich oft ganz aufgelöst werden.

Manche lösen coagulirtes Eiweiss, so das Plasmod von *Fuligo varians*.

Alle die eben angeführten Wirkungen beruhen wahrscheinlich auf Bildung von Fermenten. Doch kennt man die Natur derselben noch nicht genauer. Eine Ausnahme macht das von Krukenberg im Plasmodium von *Fuligo varians* entdeckte peptonisirende Ferment (Pepsin).

Manche niederen Mycetozoen produciren einen Stoff (wahrscheinlich eine Säure), welcher Verfärbung des Chlorophylls, Phycochroms oder Diatomins meist ins Gelbrothe, Rothbraune bis Dunkelbraune bewirkt; so alle parasitischen Monadinen (z. B. *Pseudospora, Vampyrella, Aphelidium, Gymnococcus)*, die in Phycochromaceen, Diatomeen und Chlorophyceen leben.

Manche niedern Mycetozoen bilden Stoffe, welche gewisse Farbstoffe ihrer Wirthszellen vollständig entfärben: so *Pseudospora infestans* Zopf, die den ziegelrothen Farbstoff der *Vampyrella*-Sporen ausbleichen macht.

Manche niedern Mycetozoen scheiden Produkte aus, welche auf die befallenen Wirthszellen hypertrophische Wirkungen ausüben. Als vornehmstes Beispiel dürfte *Plasmodiophora Brassicae* Woron. anzuführen sein, welche die Wurzeln der Kohlarten etc. zu ausserordentlich auffälliger Hypertrophie bringt, sodass oft faustgrosse Anschwellungen auftreten. Sie entstehen theils durch hypertrophische Entwicklung gewisser Zellen, theils durch gesteigerte Theilungsfähigkeit anderer.[1])

Auch im Assimilations- und Leitungsgewebe der Blätter von *Pontederia crassipes* werden durch einen vielleicht in die Verwandtschaft der vampyrellenartigen Monadinen gehörigen Parasiten einzelne Zellen stark hypertrophirt.

Starke Vergrösserung und mehr oder minder auffällige Gestaltveränderung ruft an den Zellen von *Coleochaete soluta* auch eine andere Monadinee *(Aphelidium deformans* Z. [vergl. Fig. 30]) hervor.

V. Hemmungsbildungen.

Unter Verhältnissen, welche eine weitere vegetative oder im eigentlichen Sinne fructificative Entwicklung nicht gestatten, erfahren die beweglichen Zustände der niederen wie der höheren Mycetozoen, mögen dieselben nun noch auf der Stufe des Schwärmers stehen, oder dem Amoebenstadium entsprechen, oder endlich selbst den Plasmodienzustand repräsentiren, eine Inhibirung in der

---

[1]) Wie neuerdings Göbel zeigte, übt *Tetramyxa parasitica* Göbel ganz ähnliche Wirkungen auf Stengel und Blätter von *Ruppia rostellata* aus. Es werden auch hier relativ grosse (½—1 Centim. dicke) Gallen und zwar in Knöllchenform erzeugt.

Entwicklung und nehmen den Charakter von eigenartigen Ruhezuständen an, die man als Hemmungsbildungen bezeichnen kann.

Sie dürften nicht unpassend als Analoga der Gemmenbildungen der ächten Pilze angesprochen werden. Die Bedingungen, unter denen solche Zustände entstehen, können entweder liegen in einem Mangel an Nährstoffen, oder in langsamem Austrocknen des Substrats oder in allmählicher Temperaturerniedrigung, in Sauerstoffentziehung und vielleicht noch anderen Momenten.

Versetzt man solche Ruheformen unter geeignete Bedingungen, so werden sie früher oder später wiederum in das bewegliche Stadium übergeführt. Ein längeres oder kürzeres Eintrocknen bei gewöhnlicher Temperatur und darauf folgende Benetzung mit Wasser scheinen hierfür nöthig zu sein.

Es ist *a priori* wahrscheinlich, dass allen höheren wie niederen Mycetozoen die Fähigkeit zukommt, solche Hemmungsbildungen einzugehen, zumal die von ihrem Entdecker Cienkowski, sowie von de Bary, Brefeld, Brass, Fayod, Klein und mir darauf hin untersuchten Arten den verschiedensten Gruppen angehören.

Es lassen sich zwei Hauptformen dieser Hemmungsbildungen unterscheiden die Hypnocysten und die Sclerotien. Jene stellen einzellige Kugeln, diese Zellkörper dar von entfernt-parenchymatischer Struktur. Die Hypnocysten treten entweder in Form von Mikrocysten oder von Makrocysten auf.

1. Mikrocysten.[1]

Sie entstehen entweder aus Zoosporen oder aus Amoeben, und zwar dadurch, dass diese Zustände ihre Bewegungsorgane (Cilien, Pseudopodien) einziehen, ihren Plasmakörper abrunden und sich mit zarter oder derber Membran umgeben, nunmehr Körperchen bildend, die gewöhnlich noch kleiner sind als die Sporen der betreffenden Art und in Rücksicht hierauf von Cienkowski mit obigem Namen bezeichnet wurden.

Man kennt solche Zustände für folgende Arten 1. für *Perichaena corticalis* Batsch (= *Licea pannorum* Cienk.) und für *Chondrioderma difforme* Pers. (= *Didymium Libertianum* de Bary);[2] hier sind sie kugelig mit zarter, hyaliner, glatter Membran versehen, kleiner als die betreffenden Sporen und entstehen aus Schwärmern, wenn man diese allmählich eintrocknen lässt (Fig. 36, A B); 2. für *Dictyostelium mucoroïdes* Brefeld.[3] Hier gehen sie aus Amoeben hervor, übertreffen die Sporen an Grösse und bilden eine anfangs dünne und glatte, später geschichtete, faltige oder höckerige Membran. Ihre Entstehungsbedingungen sind nach Brefeld nicht mit Sicherheit festzustellen. Während sie einerseits in vielen alten Culturen auftreten, namentlich an dem austrocknenden Rande, entstanden sie in anderen Fällen in frischer Nährflüssigkeit (Mistdecoct), sowohl in Berührung mit Luft, als untergetaucht. (Brefeld hält es nicht für unmöglich, dass die Mikrocysten einer sexuellen Verbindung von Amoeben ihren Ursprung verdanken, eine Vermuthung, der jedenfalls noch die Begründung fehlt, und die sich voraussichtlich nicht bestätigen wird); 3. für *Copromyxa protea* (Fayod).[4] Hier entstehen die Mikrocysten aus Amoeben, und bilden kugelige Körper mit dicker, runzeliger sich schliesslich gelbbraun färbender Membran. Unter Umständen contrahirt sich das Plasma innerhalb dieser Haut, um eine secundäre (Fig. 36, C) oder selbst tertiäre (E) Haut zu bilden. Concentrirte oder durch Spaltpilze verunreinigte Nährflüssigkeit (Mistdecoct) war die Ursache der Mikrocystenbildung; 4. für *Vampyrella pendula* Cienk.,[1]) wo unter nicht näher ermittelten Bedingungen nach Klein aus Amoeben oder kleinen Plasmodien kugelige, zartwandige Mikrocysten von wechselnder Grösse entstehen; 5. für *Pseudosporidium Brassianum*, wo nach Brass[2])

---

[1] Cienkowski, Das Plasmodium. Pringsheim's Jahrbücher III.

[2] de Bary, Mycetozoen, pag. 94.

[3] *Dictyostelium mucoroïdes*, pag. 11, und Schimmelpilze, Heft VI. *Polysphondylium.*

[4] Beitrag zur Kenntniss niederer Myxomyceten. Bot. Zeit. 1883. No. 11.

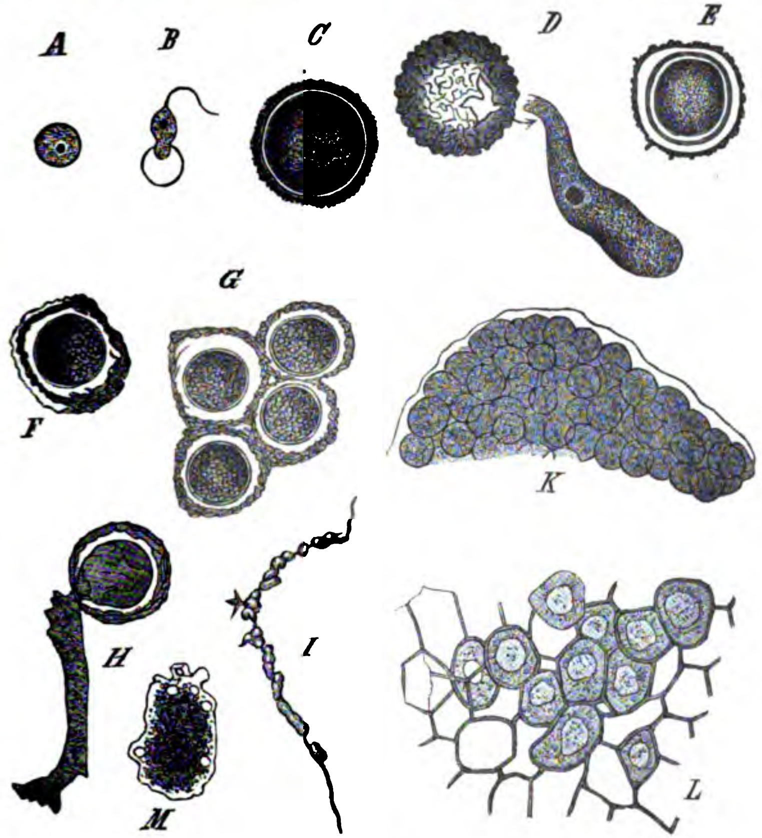


Fig. 36. (B. 482.)

Hemmungsbildungen. A aus einer Schwärmspore entstandene Mikrocyste von *Chondrioderma difforme* (Pers.) (540 fach). B eine ebensolche. Der Schwärmer schlüpft soeben aus (540 fach). C—E aus Amoeben entstandene Mikrocysten von *Copromyxa protea* Fayod (ca. 1000 fach) nach Fayod. C eine solche im optischen Durchschnitt mit doppelter Haut. E eine solche mit dreifacher Haut. D die Amoebe ist eben der Membran entschlüpft. F—H Makrocysten von *Perichaena corticalis* Batsch (= *Licea pannorum* Cienk.), 320 fach (nach Cienkowski). F einzelne Makrocyste mit doppelter Cystenhaut. G eine Gruppe von vier verklebten Makrocysten. H Auskeimung einer solchen Makrocyste zu einem kleinen Plasmodium. I Sclerotien von *Didymium Serpula* in natürl. Grösse, einem alten Moosstengel aufsitzend (nach de Bary). K Stück vom Rande eines Sclerotiums derselben Art, durch Druck etwas ausgebreitet (195 fach nach de Bary). L Fragment eines Durchschnittes durch ein rothgelbes Sclerotium eines Physarum (die Membranen etwas zu dick gezeichnet) (nach de Bary), 390 fach. M eine Sclerotiumzelle nach 24 stündigem Aufenthalt im Wassertropfen, contractile Vacuolen und träge amoeboïde Bewegung zeigend, 390 fach (nach de Bary).

---

[1]) Klein, *Vampyrella*, pag. 15.

[2]) Biologische Studien. Heft I. Tab. III. Fig. 8—10.

die Mikrocysten durch Kältewirkung oder Sauerstoffentziehung auf Amoeben hervorgehen.

Selbst bei vollständiger Eintrocknung scheinen die Mikrocysten längere Zeit lebensfähig zu bleiben; so die von *Chondrioderma difforme* nach DE BARY über 2 Monate. Bei Benetzung mit Wasser oder Nährlösung keimen sie zu je einer Zoospore (Fig. 36, B) resp. zu je einer Amoebe aus, nachdem sich schon vorher die Anzeichen der Keimung durch Auftreten von ein oder mehreren Vacuolen kund gegeben haben. Der Austritt des Keimprodukts erfolgt an einer beliebigen eng umschriebenen Stelle der Membran, indem Schwärmer oder Amoebe sich hier ein Loch bohren.

2. Die Makrocysten.[1]

Sie entstehen, wie CIENKOWSKI (l. c.) in seinen genauen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen über diese Zustände, und zwar für *Perichaena corticalis* BATSCH (= *Licea pannorum*) nachwies, aus Plasmodien. Dieselben fragmentiren sich nämlich, die Theilstücke ziehen ihre Pseudopodien ein, runden sich ab und umgeben sich mit einer vielfach gefalteten Haut (Fig. 36, F). Innerhalb derselben contrahirt sich das Plasma und scheidet eine secundäre Membran ab, ähnlich wie bei *Copromyxa protea* FAYOD. Mitunter ist die Oberfläche der äusseren Haut incrustirt mit von aussen angelegten Körnchen. Bezüglich der Grösse dieser Cysten treten bedeutende Schwankungen ein, denn während die einen oft kaum die Grösse der Spore übertreffen, erreichen andere die Dimensionen einer gewöhnlichen Sporocyste der *Perichaena*. Die Cysten treten bald isolirt auf, bald zu Gruppen (Fig. 36, G) verklebt.

Für *Fuligo varians* hat DE BARY (l. c.) schon vor CIENKOWSKI ganz ähnliche Bildungen constatirt.

Wie es scheint werden insbesondere oder ausschliesslich jugendliche Plasmodien zu Makrocysten umgewandelt, und zwar unter dem Einfluss langsamer Austrocknung:

Die Keimungsgeschichte stellt sich nach CIENKOWSKI für *Perichaena* folgendermaassen dar: Nachdem die Makrocysten ein paar Wochen im Wasser gelegen, schwillt der plasmatische Inhalt auf und wird auf der einen Seite der Peripherie homogen und durchscheinender. Bei noch mehr vorgeschrittener Aufweichung schwillt der Plasmakörper noch mehr an, erweitert die ihn umhüllende Membran und bricht endlich durch die secundäre und primäre Haut hindurch (Fig. 36, H), nunmehr als Plasmodium umherkriechend.

3. Die Sclerotien.[2]

Diese von DE BARY aufgefundenen Zustände stellen mit blossem Auge sichtbare Gebilde dar von der äusseren Form mancher Sporocysten, Plasmodiocarpien oder Aethalien und zeigen harte, hornartige Consistenz. Man hat sie nur erst bei wenigen Mycetozoen beobachtet, welche sämmtlich der Gruppe der Endosporeen angehören, nämlich bei *Chondrioderma difforme* PERS., bei *Didymium Serpula* FR., wo sie bald in Knötchenform (Fig. 36, I), bald in Form von netzartig verbundenen Strängen erscheinen, bei *Didymium squamulosum* Fr. (= *D. leucopus*), bei *Perichaena corticalis*, *Physarum sinuosum*, ferner bei einem unbestimmbaren *Physarum* mit ziegelrothem Plasmodium, bei *Fuligo varians*, wo sie in Knöllchenform auftreten und bei einer *Stemonitis*-Art, wo ich sie in Kuchenform antraf.

---

[1] Wenn ich den Namen »derbwandige Cysten«, den CIENKOWSKY benutzte, hier nicht anwende, so geschieht es aus dem Grunde, weil es auch Mikrocysten mit derber Wand giebt z. B. bei der oben erwähnten *Copromyxa protea* FAYOD.

[2] DE BARY, Mycetozoen, pag. 98 ff. — CIENKOWSKI, Zur Entwicklungsgeschichte de Myxomyceten, ferner: Das Plasmodium. PRINGSH. Jahrb. III, pag. 331 u. 425. — STAHL, Zu Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884, pag. 190.

Nach de Bary's und Cienkowski's Untersuchungen gehen die Sclerotien stets aus erwachsenen Plasmodien hervor, in der Weise, dass letztere unter Ausstossung der Ingesta ihre Pseudopodien einziehen, und sich zu den erwähnten Körpern abrunden. Darauf zerfällt die ganze Plasmamasse in kleine Portionen von etwa 25—40 mikr. Durchmesser, welche eine mehr oder minder deutliche Membran erhalten und bei sehr dichter Zusammenlagerung polyedrische Gestalt annehmen (Fig. 36, L), sonst kugelige Form (Fig. 36, K) darbieten. Durch allmähliche Wasserabgabe erhärtet das Plasma dieser Zellen und der ganze Zellkörper (Zellenzustand Cienkowski's) zeigt hornähnliche Consistenz. Von Capillitienartigen Bildungen ist zwischen den Sclerotiumzellen nichts zu entdecken. Bisweilen sind die Zellen noch durch eine Art von hyaliner oder körniger Zwischensubstanz verbunden, die dann gewöhnlich auch die Oberfläche des Körpers in einer dünneren oder dickeren Lage überzieht und nicht selten an der Oberfläche Kalkablagerungen erkennen lässt.

In Wasser gebracht gehen, wie Cienkowski zuerst für *Chondrioderma difforme* Pers. zeigte, die Sclerotien wieder in den Plasmodiumzustand über auf folgende Weise: die Zellen quellen im Wasser stark auf und werden vacuolig. Ihre Membran löst sich auf und jede Zelle nimmt nun amoebenartige Bewegung an (Fig. 36, M). Bei der Berührung verschmelzen diese Zustände zu Plasmodien.

Was die Ursache der Sclerotienbildung anbetrifft, so macht de Bary für *Didymium Serpula* Fr. und Cienkowski für *Chondrioderma difforme* aufmerksam, dass ein langsames Austrocknen des Substrats von entschiedenem Einfluss auf das Zustandekommen dieser Bildung ist. Wenn de Bary nasse, alte Blätter, welche Plasmodien trugen, über einander schichtete und dieselben in mässig feuchter Atmosphäre hielt, so war die Sclerotienbildung an den zuerst trocknenden Stellen zu constatiren. Doch beobachtete er wie auch Cienkowski andererseits, dass die Entwicklung auf dem Objektträger oft mitten im Tropfen stattfand. Es scheinen also noch andere Bedingungen bei der Formation dieser Zustände maassgebend zu sein.

Wenn im Herbst das Substrat der *Fuligo varians*, die Lohhaufen, sich von aussen nach innen langsam abkühlen, so wandern nach de Bary und Stahl[1]) die Plasmodien in die wärmeren Regionen bis zu oft beträchtlicher Tiefe und contrahiren sich hier zu knotenartigen Massen, die sich in Sclerotien umwandeln. Um im Winter Sclerotien der fraglichen Art aufzufinden, muss man die Lohhaufen nicht selten bis auf mehrere Fuss Tiefe untersuchen. Es könnte hiernach Erniedrigung der Temperatur mit zur Sclerotienbildung führen.

Ihre Lebensfähigkeit scheinen manche Sclerotien monate- ja jahrelang bewahren zu können, so die von *Fuligo varians* etwa 8 Monate.

VI. Physiologische Bedeutung der Capillitien.

Die Capillitien, die, wie wir sahen, den Werth von erstarrten Hyaloplasmamassen, niemals aber den von Zellen besitzen, fungiren als mechanische Elemente (mechanisches System).

---

[1]) Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884, pag. 190.

Indessen ist ihre **mechanische Bedeutung** nicht überall dieselbe, vielmehr lassen sich **mehrere Typen** streng auseinander halten.

1. **Die Capillitien der Trichiaceen.** Ihre Hohlröhren (Fig. 21) versehen offenbar dieselbe Funktion, wie die **Elateren** der Lebermoose, nämlich die Ausstreuung der Sporen. Nächst ihrem Baue weist auch ihre auffällige **Hygroskopicität** mit Bestimmtheit darauf hin. Bringt man z. B. eine *Trichia*, die draussen im Freien feucht und kalt gestanden, ins trockne, warme Zimmer, so sieht man bei schwacher Vergrösserung, wie die zahlreichen Capillitiumröhren die energischsten Drehungs- und Krümmungsbewegungen ausführen, und man möchte fast glauben, einen Behälter voll Anguillulen vor sich zu haben, so lebhaft ist das Durcheinander dieser Gebilde. Lässt man sie nun längere Zeit im trocknen Raume stehen, sodass sie alle Feuchtigkeit verlieren, und befeuchtet sie dann wieder durch Behauchen oder Besprengen, so wiederholt sich jenes Schauspiel. Dass bei solchen energischen Bewegungen die Sporen im Behälter aufgewühlt werden, sich den Röhren anhängen und aus bereits geöffneten Früchtchen nach aussen geschleudert werden, lässt sich durch direkte Beobachtung bei schwacher Vergrösserung leicht feststellen.

Dass die Krümmungen und Drehungen in Quellungsvorgängen einer- und Contractionserscheinungen andererseits ihre Ursache haben, geht auch aus den Versuchen DE BARY's hervor, welcher zeigte, dass in Alkohol liegende *Trichia*-Röhren sich beim Zutritt von Wasser und in Wasser liegende bei Einwirkung von Schwefelsäure oder Kali sich ähnlich verhalten, wie lufttrockne Röhren beim Anfeuchten.

Ob die *Trichia*-Röhren im Stande sind, die intacte Sporocystenwand zu sprengen, bleibt noch zu ermitteln, ist jedoch nicht wahrscheinlich, da die Wandungen der Früchte relativ derb und widerstandsfähig sind.[1]

2. **Die Capillitien der Peritricheen** (Cribrariaceen, Clathroptychiaceen). Sie bilden ein peripherisches System (vergl. Fig. 19 und 20), das die Bedeutung einer Versteifungseinrichtung besitzt. Ohne diese Einrichtung würde die Sporocystenhaut der Peritricheen unfähig sein, einen genügenden Schutz abzugeben für das Fruchtinnere, insbesondere zu der Zeit, wo der wichtige Prozess der Sporenbildung sich vollzieht. Bei ihrer ausserordentlichen Dünne und Zartheit würde sie zerreissen oder collabiren, und dabei wären Störungen, wie sie im ersteren Falle durch unmittelbaren Luftzutritt zu dem in Sporenbildung begriffenen Plasma, im letzteren Falle durch Druck und Verschiebungen jedenfalls hervorgerufen würden, nicht zu vermeiden.

Ferner ist nicht ganz unbeachtet zu lassen, dass die Engmaschigkeit des **Dictydien-** und **Cribrarien**-Gerüstes (vergl. Fig. 19 und 20) ein **gleichzeitiges** Ausfallen der Sporenmassen verhindert und eine **allmähliche** Dispersion derselben herbeiführt. Das System der **Cribrariaceen** wirkt also wie ein feines Sieb.

3. **Die Capillitien der Stereonemeen** (Calcariaceen, Amaurochaetaceen)[2] (vergl. Fig. 12, IV; 13, B; 15, III; 16, B; 18). Sie sind im Innern der Frucht ausgespannt, wie die Zellstoffbalken in der Caulerpa und dienen offenbar,

---

[1] Die Beobachtungen CORDA's und DE BARY's, wonach der bereits abgesprengte Deckel mancher Arten vom Capillitium in die Höhe gehoben wird, sowie die andere, gleichfalls von DE BARY herrührende, dass nach Verletzung der Wandung durch einen feinen Nadelstich, das Capillitium mit einem Ruck aus der Oeffnung hervortritt, beweisen noch nicht, dass die **intacte** Wandung gesprengt werden kann.

[2] Vergl. pag. 43.

wie ein Balkengerüst, zur Stütze eines Daches, zur Stütze der Sporocystenhaut, mit der sie stets fest verbunden erscheinen. (Für die Aethalien, z. B. von *Fuligo varians* ist ein solches Stützgerüst, wegen des Druckes, den die über einander gelagerten Früchtchen aufeinander ausüben, noch besonders wichtig). Ob sie nach erfolgter Reifung eine Sprengung der Membran bewirken, bleibt noch näher festzustellen. Doch steht schon nach DE BARY's Beobachtungen fest, dass z. B. Didymien- und Spumarienstränge sich bei Zutritt von Feuchtigkeit strecken (ihre welligen Biegungen abflachen.)

Die mechanische Bedeutung des früher (pag. 48 ff) charakterisirten Arcyrien-Capillitiums bleibt noch näher festzustellen; es scheint einerseits als Sieb zu dienen, andererseits kann wohl kaum geleugnet werden, dass durch die bei der Reife oder nach dem Zerreissen der Sporocystenhaut erfolgende, bereits von DE BARY beobachtete Lockerung des Netzes (die wenigstens bei einigen Arten [*A. nutans*, *A. incarnata*] in auffälligerer Weise auftritt) ein Verstäuben der Sporen wesentlich befördert wird.

Fast jede Familie der höheren Mycetozoen bietet ein oder mehrere Beispiele von mehr oder minder ausgeprägter Reduktion des Capillitiumsystems.

Abschnitt III.

Systematik.

In der Geschichte der systematischen Erforschung der Mycetozoen bezeichnet das Erscheinen von ELIAS FRIES's Systema mycologicum (1829) einen Wendepunkt. Bis dahin hatten die Botaniker die hier in Betracht kommenden Organismen den verschiedensten Pilzgruppen (theils den Bauchpilzen, theils den Hymenomyceten, theils den Discomyceten, theils den mucorartigen Pilzen) zugeordnet; sie hatten ausserdem meist nur die fertigen Früchte derselben kennen gelernt und die vegetativen Zustände (Plasmodien) für selbständige Formen gehalten, die sie demnach auch generisch und specifisch unterschieden.

Erst FRIES erkannte, dass die in Rede stehenden Organismen gleichartigen Bau und gleichartigen Entwicklungsgang zeigen, und demgemäss vereinigte er die im System zerstreuten Arten und Genera zu einer besonderen Gruppe, die den Namen *Myxogastres* erhielt. FRIES gewann ferner die Einsicht, dass die vegetativen Entwicklungszustände im Vergleich zu den übrigen Pilzgruppen sehr grosse Eigenthümlichkeiten aufweisen (»Vegetatis maxime singularis et a reliquorum fungorum prorsus diversa«). In Consequenz dieser Erkenntniss hätte er nun die Gruppe von den Pilzen gänzlich abtrennen sollen, allein er glaubte, dass der Bau der fertigen Zustände, soweit er ihn studiren konnte, immerhin pilzähnlich s i und zwar übereinstimme mit dem der Bauchpilze *(Trichogastres)*, und so f sste er denn die *Trichogastres* und *Myxogastres* zur Ordnung der *Gastromycetes* (er Bauchpilze im weiteren Sinne) zusammen.

Die auf Form und Struktur der Früchte gegründete Begrenzung der Genera d Arten wurde von ihm mit bewunderungswürdigem systematischen Takt und charfblick ausgeführt, sodass dieselben zum grossen Theil heute noch bestehen.

Er gruppirte die Genera, deren Zahl (19) später (Summa Vegetabilium Skannaviae) auf 21 erhöht wurde, zu 4 Familien:

I. *Aethalini: Lycogala, Aethalium, Reticularia, Spumaria.*
II. *Physarei*: *Diderma, Didymium, Physarum, Craterium.*
III. *Stemonitei*: *Diachea, Stemonitis, Dictydium, Cribraria.*
IV. *Trichacei: Arcyria, Trichia, Perichaena, Licea, Cirrholus.*

Da bei Aufstellung der Genera und Familien nur makroskopische Merkmale des Baues und der Entwicklung in Betracht gezogen werden konnten, so musste selbstverständlich die Charakteristik einseitig und oberflächlich bleiben.

Den richtigen Weg zur Beseitigung dieses Uebelstandes wiesen erst die Untersuchungen de Bary's, der in seinen »Mycetozoen (1859; 2. Aufl. 1864) eine grosse Reihe von Repräsentanten der verschiedensten Gattungen in eingehendster Weise anatomisch und entwicklungsgeschichtlich behandelte und so die Grundlagen für eine scharfe und allseitige Charakteristik gab. Gleichzeitig war auch Wigand bestrebt, für ein enger umgrenztes Gebiet (die Arten der Gattungen *Trichia* und *Arcyria)* schärfere anatomische Unterscheidungsmerkmale einzuführen (Pringsheim's Jahrb. III).

Als ein Hauptergebniss der Untersuchungen de Bary's stellte sich heraus, dass der Entwicklungsgang der Schleimpilze sehr wesentlich von dem der Pilze abweicht und lebhaft an die niederen Thiere erinnert. In Folge dessen trennte de Bary die Schleimpilze von den Pilzen gänzlich ab und schuf die Bezeichnung »Mycetozoen« für die Gruppe.

Soweit seine Untersuchungen reichten, liessen sich die untersuchten Genera in 4 grössere Gruppen zusammenfassen.

1. Physareen (Gattungen: *Aethalium, Spumaria, Diderma, Leocarpus, Claustria, Carcerina, Angioridium, Didymium, Physarum, Craterium, Tilmadoche, Diachea).*
2. Stemonitis.
3. Trichiaceen *(Dictydium, Cribraria, Arcyria, Trichia, Lachnobolus, Perichaena, Licea).*
4. Lycogala (»an welche sich vielleicht *Reticularia* Fr. anschliesst«).

Da die erwähnten Forschungen mehr intensiver als extensiver Natur waren, so blieben zahlreiche Genera und Arten noch einer näheren vergleichenden Untersuchung zu unterwerfen und eine grössere Ausgliederung des Systems übrig. Mit dieser Aufgabe betraute de Bary einen seiner Schüler, Rostafinski, der sich derselben eifrig unterzog und auf Grund fast des gesammten in den Sammlungen vorhandenen Mycetozoenmaterials und der gesammten Literatur ein detaillirtes System ausarbeitete, dessen Hauptgruppen er in seinem »Versuch eines Systems der Mycetozoen« (Strassburg 1873) charakterisirte, während die ausführliche Gesammtarbeit unter dem Titel »Monographie der Schleimpilze« (Paris 1875) erschien. Von dieser polnischen Schrift lieferte Cooke eine Uebersetzung unter dem Titel The Myxomycetes of Great Britain (London 1877), die aber nur die englischen Species enthält.

Das Rostafinski'sche System gliedert sich wie folgt:

Abth. I. **Exosporeae** *(Ceratium).*
Abth. II. **Endosporeae.**

Unterabth. I. Amaurosporeen. Sporen violett oder braun-violett.
Sect. A. *Atrichae.* Früchte ohne Capillitium.
Protodermeae.

Sect. B. *Trichophorae.* Früchte constant mit Capillitium.

- Ord. I. *Calcareae*
  - *Cienkowskiaceae*
  - *Physaraceae*
  - *Didymiaceae*
  - *Spumariaceae.*
- Ord. II. *Amaurochaeteae*
  - *Stemonitaceae*
  - *Enerthenemaceae*
  - *Amaurochaetaceae*
  - *Brefeldiaceae*
  - *Echinosteliaceae.*

Unterabth. II. Lamprosporeae. Sporen verschieden gefärbt, niemals violett.

Sect. A. *Atrichae.* Früchte ohne Capillitium.

- Ord. I. *Anemeae*
  - *Dictyosteliaceae*
  - *Liceaceae*
  - *Clathroptychiaceae.*
- Ord. II. *Heterodermeae.* — *Cribrariaceae.*

Sect. B. *Trichophorae.* Früchte stets mit Capillitium.

- Ord. I. *Reticularieae.* — *Reticulariaceae.*
- Ord. II. *Calonemeae*
  - *Trichiaceae*
  - *Arcyriaceae*
  - *Perichaenaceae.*

Gewisse neuere Untersuchungsresultate, und die auf Grund eigener Untersuchungen gewonnene Einsicht, dass einige Gruppen auf zu äusserliche Merkmale (Sporenfärbung) basirt sind, machten Aenderungen in Rostafinski's System nöthig, bei denen ich einen grösseren Werth auf das »mechanische System« legen zu müssen glaubte.

Versuch einer Uebersicht der Hauptgruppen.

A. **Monadineae.** Meist Hydrophyten, z. Th. Schmarotzer. Zoocystenform meist vorhanden. Plasmodien fehlend oder auf niederer Entwicklungsstufe stehend.

- I. *M. azoosporeae* Z. Zoocysten amoebenerzeugend. Schwärmer fehlend.
  - 1. Vampyrelleen. 2. Bursullineen. 3. Monocystaceen.
- II. *M. zoosporeae* Cienk. Zoocysten Zoosporen erzeugend.
  - 1. Pseudosporeen. 2. Gymnococcaceen. 3. Plasmadiophoreen.

B. **Eumycetozoa** Luftbewohner; niemals Parasiten. Zoocystenform stets fehlend. Plasmodienform nie fehlend, meist wohl entwickelt. Fructification im Allgemeinen hoch entwickelt.

- I. Sorophoreen. Schwärmerbildung fehlend. Pseudoplasmodien (Aggregatplasmodien). Fructification in Soris.
  - 1. Guttulineen. 2. Dictyosteliaceen Brefeld.
- II. Endosporeen. Schwärmerbildung vorhanden. Echte Plasmodien (Fusionsplasmodien). Fructification nicht in Soris. Sporenbildung in Sporocysten. Capillitiumbildung.
  - 1. Peritricheen. Capillitium peripherisch, aus Stereonemen gebildet.
    - 1. Clathroptychiaceen Rost. 2. Cribrariaceen Rost.
  - 2. Endotricheen. Capillitium das Innere der Frucht durchziehend.
    - A. Stereonemeen. Capillitien aus Stereonemata gebildet.
      - 1. Calcariaceen Rost. 2. Amaurochaetaceen Rost.

B. Coelonemeen. Capillitium aus Coleonemata gebildet.
1. Trichiaceen Rost. 2. Arcyriaceen Rost. 3. Reticulariaceen Rost. 4. Liceaceen Rost. 5. Perichaenaceen.

III. Exosporeae Rost. Schwärmerbildung vorhanden. Echte Plasmodien. Sporen auf basidienartigen Trägern gebildet.

Erste Abtheilung.

Die Monadinen (Monadineae).[1]

Wenn wir Monadinen und Eumycetozoen bezüglich der Entwicklungsstadien in Vergleich bringen, so ergiebt sich, dass die Schwärmerform die Amoebenform, die Plasmodienform und die Fructification in Sporocysten oder freien Sporen (von den Hypnocystenbildungen zu schweigen) beiden Gruppen vollkommen gemeinsam sind, dass dagegen die Zoocystenform (sei es die Schwärmer-, sei es die Amoeben-erzeugende) ausschliesslich in der Monadinengruppe gefunden wird. Im Allgemeinen hat die Plasmodienform bei den Monadinen noch nicht den Werth eines unentbehrlichen Gliedes im Entwicklungsgange erlangt, den sie bei den Eumycetozoen ohne Zweifel besitzt[2]. Nur bei den höheren Monadinen *(Enteromyxa, Protomyxa, Myxastrum, Plasmodiophora, Tetramxya)* scheint sie bereits constant geworden zu sein. Wo Plasmodien vorkommen, treten sie in meist mikroscopischer Kleinheit und im Allgemeinen in einfacherer Form auf, als bei den Eumycetozoen. Was die Biologie der letzteren anbelangt, so sind ihre Repräsentanten zum grossen Theil Hydrophyten (Süss- und Meerwasserbewohner) meist mit facultativem, seltener mit strengem Parasitismus, der sich zumeist an Algen, minder häufig an Pilzen, höheren Pflanzen oder selbst an ihres Gleichen geltend macht[3]. Manche Arten zeigen voranten Charakter. Für die Eumycetozoen in dem hier festzuhaltenden Sinne dagegen ward seither kein einziger Fall von Parasitismus constatirt.

Unter den Monadinen giebt es eine Anzahl, bei welchen die vegetative Entwicklung ihren Ausgangspunkt von der Schwärmerform nimmt. Sie mögen in Anwendung der Cienkowski'schen Bezeichnung als *Monadineae zoosporeae* benannt werden, eine andere Anzahl besitzt diese Form nicht; sie sollen als *Monadineae azoosporeae* unterschieden werden. Bevor man die wahre morphologische und biologische Bedeutung erkannte, was in erster Linie Cienkowski zu danken ist, hielt man gewisse Entwicklungsformen gewisser parasitischer Monadinen für integrirende Entwicklungsglieder derjenigen Algen, in denen sie gefunden wurden. Namentlich waren es gewisse *Monadineae zoosporeae (Pseudospora parasitica* und andere *Pseudospora*-Arten, sowie *Gymnococus Fockei* und *Pseudospora*

---

[1] Ich stand vor der Alternative den Cienkowski'schen Namen »*Monadineae*« oder den von Klein gewählten »*Hydromyxaceae*« (Wasserschleimlinge) zu adoptiren; ich habe mich für die erstere Bezeichnung entschieden, weil sie einerseits die Priorität hat, andererseits längst eing bürgert ist. Sie kann nicht, wie Klein meint, Missverständnisse hervorrufen, weil sich di Gruppe scharf definiren lässt, und weil den alten verworrenen Begriff »Monaden« an den ma erinnert wird, heutzutage kaum noch Jemand in Anwendung bringen wird. Ueberdies darf auch nicht unbeachtet bleiben, dass der Klein'sche Name zu eng gefasst erscheint, insofern manch Monadinen nicht Wasserbewohner sind und die Zahl derselben, wie ich auf Grund eigener Be obachtungen bestimmt vermuthe, sich im Laufe der Zeit noch vergrössern dürfte.

[2] Vergleiche das im morphologischen Theile unter »Plasmodium« Gesagte.

[3] Man vergleiche die in der Einleitung gegebene Tabelle.

Bacillariacearum) welche von Meyen[1]), Pringsheim[2]), Focke[3]) und Anderen für Entwicklungszustände von gewissen Spirogyren, Oedogonien und Bacillariaceen gehalten wurden. Erst Cienkowski[4]) hat in überzeugender Weise die Unhaltbarkeit dieser Ansicht dargelegt durch den Nachweis der parasitischen Natur der erstgenannten *Pseudospora*-Arten; für *Gymnococcus Fockei* und *Pseudospora Bacillariacearum* werde ich selbst zeigen, dass sie gleichfalls Schmarotzer sind, welche den Inhalt der Bacillariaceen aufzehren.

I. **Monadineae azoosporeae** Zopf.

Von Entwicklungsformen treffen wir an 1. die Amoebenform, 2. die Plasmodienform, 3. amoebenbildende Zoocysten *(Zoocystae amoebiparae)* und 4. Dauersporen erzeugende Cysten (Sporocysten).

Doch besitzt der Entwicklungsgang diese Ausdehnung nicht überall. So kann bei gewissen *Monadineae zoosporeae* die Bildung von amoebiparen Zoocysten vollständig unterbleiben, bei anderen werden statt Dauersporen erzeugender Cysten nur nackte Sporen erzeugt. Die Plasmodienbildung ist durch Sorokin, Klein und Cienkowski bereits für eine ganze Anzahl von Arten nachgewiesen und dürfte vielleicht auch bei den übrigen vorkommen.

Familie 1. Vampyrellaceae Zopf.

Ihre Repräsentanten sind sämmtlich Hydrophyten, welche sich von lebenden oder todten niederen Organismen (Algen, Pilzen, Monadinen, Protozoen etc.) ernähren. Von Entwicklungsformen kennt man das Amoebenstadium, das Plasmodienstadium (bei Vampyrellidium, einigen Vampyrellen und Endyomena nicht bekannt), das Amoeben erzeugende Zoocystenstadium und endlich die Dauersporen erzeugenden Cysten, an deren Stelle bei Vampyrellidium einfache nackte Dauersporen gebildet werden.

Genus 1. *Vampyrellidium* Z.

Als Hauptmerkmale gegenüber dem Genus *Vampyrella* sind folgende Momente hervorzuheben: 1. die beiden Formen der Fructification (Zoocysten [Fig. 37, B a] und Dauersporenform (Fig. 37, D) zeigen morphologisch keinerlei wesentliche Differenzen, nur sind erstere zartwandiger. 2. Die Dauerspore entsteht nicht innerhalb einer besonderen Haut, sondern als freie Spore. (In diesen beiden Punkten spricht sich eine gewisse Einfachheit aus.) 3. Zoocysten und Dauersporen keimen stets nur mit einer einzigen Amoebe aus. Letztere besitzt im Allgemeinen den gestaltlichen Charakter der typischen Vampyrellen (Actinophrysform) (Fig. 37, A), ein röthliches Pigment mangelt ihr. Die Fähigkeit der Zweitheilung wurde nicht vermisst, eine Plasmodienbildung bisher aber nicht nachgewiesen.

1. *Vampyrellidium vagans* Z.

Dieser Organismus, den ich bei Berlin und Halle auffand, kann als gefährlicher Algenfeind auftreten. Er zerstört die Colonien oscillariaceenartiger Spaltalgen, speciell gewisser Lyngbyen[1]), deren Fäden er das ganze Jahr hindurch bewohnt.

---

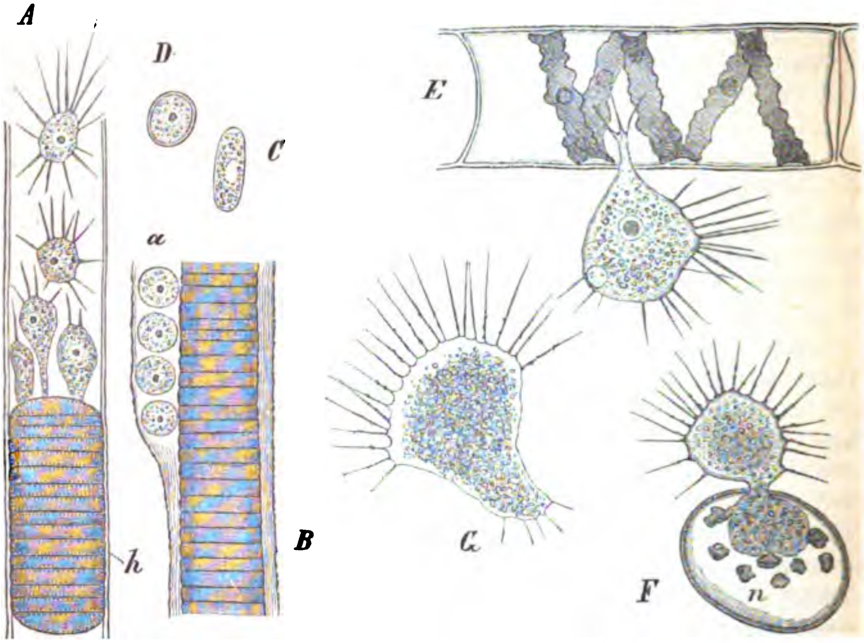
[1]) Pflanzenphysiologie. Bd. III.

[2]) Algologische Mittheilungen in Flora 1852, pag. 465.

[3]) Physiologische Studien. Heft II, pag. 43. Tab. VI. Fig. 24—30.

[4]) Die Pseudogonidien (Pringsh. Jahrb. 1858, pag. 371) und Beiträge zur Kenntniss der Monaden (Max Schultzes Archiv I, pag. 203).

In den Scheiden dieser Pflanzen, besonders in den weitlumigen, siedelt sich das Mycetozoum meistens heerdenweis an und zwar in der Amoebenform (Fig. 37, A). In langen Fäden sah ich oft 50—100 und mehr dieser Zustände bei einander. Ihr zunächst hyaliner Plasmakörper erscheint frei im Wasser schwimmend kugelig, lange feine Pseudopodien nach allen Seiten hin aussendend. In den Scheiden umherkriechend ändern die Amoeben stetig ihre Form, wobei sie birnförmig, keulig, ellipsoïdisch, cylindrisch, lang-spindelig etc. erscheinen können. Um den deutlichen Kern sieht man einen hellen Hof, um diesen gelagert feinkörniges und peripherisch Pseudopodien entsendendes Hyaloplasma. Die Amoeben kriechen auf die Hormogonien zu, legen sich dicht an dieselben an und machen ihre parasitische Angriffskraft in der Weise geltend, dass sie



(B. 483.)

Fig. 37.

A — C 540 fach. *Vampyrellidium vagans* ZOPF. A Stück eines *Lyngbya*-Fadens. In der Scheide steckt ein kurzes Hormogonium h. Drei Amoebenzustände des Parasiten haben eben die scheitelständigen Zellen des Hormogon's angebohrt mittelst eines dicken Pseudopodiums, 2 andere zeigen die Actinophrysform. B, Ein Faden derselben *Lyngbya* mit gequollener Scheide. Zwischen ihr und dem Hormogon sitzen bei a einige in den Zoocysten-Zustand übergegangene Amoeben. C Eine gestreckt-ellipsoïdische Zoocyste. D Eine Dauerspore. E — F 300fach. *Vampyrella Spirogyrae* CIENK. E Eine Spirogyrenzelle, in welche soeben eine junge Amoebe ein dickes Pseudopodium hineingetrieben. F Eine Zoocyste, welche 2 Amoeben enthielt, die eine ist eben im Austreten begriffen, die andere bereits ausgeschlüpft (G). Bei n die unverdauten klümpchenförmigen Chlorophyllreste, welche die Amoeben vor dem Austritt ausgestossen haben.

---

[1]) Die eine *Lyngbya* zeichnete sich durch relativ beträchtliche Dicke ihrer Fäden aus (Diameter etwa 24—32 mikr.) und durch sehr niedrige scheibenförmige Glieder ihrer Hormogonien (die Höhe dieser Glieder betrug nur 4—6 mikr.) Die andere *Lyngbya* war etwa nur halb so dick, mit höheren Gliederzellen der Hormogonien.

mittelst eines dicken Pseudopodiums die Zellmembranen durchbohren (Fig. 37, A) und mittelst feinerer Verzweigungen desselben den blaugrünen Inhalt in ihren Körper hineinziehen, ganz nach Vampyrellenart; schliesslich werden auch die Membranen der Wirthszellen von ihnen aufgelöst. Bisweilen greifen die Amoeben die Hormogonien nicht bloss vom Pole aus an, sondern auch von der Seite, nachdem sie sich zu mehreren bei vielen zwischen Hormogonien und Scheide gedrängt haben, letztere häufig etwas ausweitend.

Von der aufgenommenen Nahrung erscheinen die Amoeben ganz grün tingirt, mit verdecktem Kern und nicht unbedeutend vergrössert. Bei der Verdauung wird das Phycochrom ins Gelbe verfärbt und schliesslich ganz entfärbt. Nicht selten geschieht es, dass ein noch intactes Hormogonium sich in Bewegung setzt und mit einem Schub die Scheide von den Parasiten säubert. So gelangen die Amoeben ins Wasser, um von hier aus zu neuen Fäden hinzuschwimmen oder sich zu encystiren.

Haben sich die Amoeben hinreichend ernährt, so ziehen sie ihre Pseudopodien ein und umgeben sich mit einer zarten, farblos und glatt bleibenden Membran. So werden sie zu Zoocysten (Fig. 37, B a). In weitlumigen Scheiden erhalten sie Kugelgestalt; in englumigen dagegen nehmen sie mehr oder minder gestreckt-ellipsoïdische (C) bis cylindrische Form an. Ihre Grösse ist wechselnd. Der Inhalt zeigt einen meist deutlichen Kern, um diesen hyalines homogenes Plasma und ringsum ist Reserveplasma in Form stark lichtbrechender, dicht gelagerter Körnchen vorhanden. Bei der Keimung schlüpft eine einzige Amoebe an beliebiger Stelle aus. Man findet die Zoocysten oft zu vielen Dutzenden in den entleerten Scheiden, hie und da auch zwischen Hormogonien und Scheide gelagert (Fig. 37, B, bei a), wobei letztere natürlich mehr oder minder starke Weitung erfährt, und die betreffende Fadenstelle fast gallenartiges Aussehen gewinnt. Die schliesslich sich bildenden Dauersporen (Fig. 37, D) unterscheiden sich von den Zoocysten nur durch eine etwas dickere Membran. Sie bilden bei der Keimung gleichfalls eine einzige Amoebe. Wie das Experiment lehrt, ist das Mycetozoum keineswegs streng an blaugrüne Algen gebunden. Bringt man nämlich Saprolegniarasen in die Culturen, so wandern die Amoeben in die vegetativen Schläuche sowohl, als in die Oogonien und Antheridien hinein, nähren sich vom Inhalt dieser Organe und bilden in ihnen schliesslich auch Dauersporen.[1] Wenn ich ferner lebende oder todte Pinuspollen in jene Algen-Culturen einführte, so krochen die Amoeben auch in diese hinein, um den Inhalt aufzuzehren und sich daselbst zu encystiren. Ein gleiches Resultat erhielt ich mit Vaucherien-Schläuchen, mit Sporen eines Cylindrospermum und mit todten Würmern (Anguillulen). Das *Vampyrellidium* ist also wie auch sein Speciesname ausdrücken soll, keineswegs wählerisch in seinen Substraten und ebensowohl zu saprophytischer, als parasitischer Lebensweise befähigt.

An *Vampyrellidium* schliesse ich fragweise an folgende beiden Gattungen:

Genus 2. *Spirophora* Z.

Die Amoebenform (Fig. 3, III IV) besitzt wenige radiär gestellte an der Basis dicke, am Ende oft zierlich spiralig gekrümmte Pseudopodien und einen unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht wahrnehmbaren Kern. Plasmodienbildung fehlend oder doch bisher noch niemals constatirt. Von Fructificationsformen kennt man nur nackte Sporen.

---

[1] In meiner Mittheilung: Ueber Parasiten in den Oogonien und Antheridien der Saprolegniaceen (Bot. Centralblatt Bd. XII, 1882, pag. 356) ist der Parasit mit in Betracht gekommen. Einen Namen gab ich dort noch nicht, sondern sprach nur von (grossen) Amoeben.

1. *Spirophora radiosa* Perty.

Sie lebt in Algenculturen. Ich beobachtete sie häufig zwischen Spaltalgen *(Tolypothrix, Glaucothrix)* von deren Fadenstücken sie sich nährte. Man hat zwei Entwicklungszustände zu unterscheiden: die Amoebenform und die Dauersporenform. Bisher war nur die erstere bekannt, die jedenfalls identisch ist mit dem, was Perty *Amoeba radiosa*[1]) nannte (= *Dactylosphaera radiosa* Hertwig?) Frei im Wasser schwimmend zeigt der Plasmakörper Kugelform, nimmt aber beim Kriechen auf festem Substrat flache Form an. Von dem Plasmakörper strahlen mehrere stielrunde Pseudopodien aus, die sich zu bedeutender Länge ausstrecken und aus dicker Basis sich allmählich oder plötzlich zu dünnen Fäden verjüngen (Fig. 3, III IV). Sie zeigen in der Regel das Bestreben, an den Enden sehr regelmässige Spiralkrümmungen anzunehmen (Fig. 3, III IV), eine Eigenthümlichkeit, die meines Wissens für andere Monadinen bisher nicht bekannt ist. (In Bezug auf ihren geringen Querdurchmesser und die relativ geringe Höhe der Windungen zeigen die Spiralen eine gewisse Aehnlichkeit mit Spirochaetenformen der Spaltpilze). Die Pseudopodien schwingen oft pendelartig hin und her. Man beobachtet ferner häufig, wie ein langes Pseudopodium sich mit seinem Ende an irgend einen Gegenstand festheftet und nun der Amoebenkörper um die Anheftungsstelle rotirt, ähnlich einem am Faden befestigten Ball, dessen freies Ende man mit der Hand festhält. Die Dauersporen entstehen dadurch, dass der Plasmakörper sich abrundet und mit Membran umhüllt, die Ingesta werden vorher ausgestossen. Es scheint aus der Dauerspore immer nur wieder eine Amoebe hervorzugehen.

Genus 3. *Haplococcus* Zopf.

Die Fructification tritt auch hier in zwei Formen auf, doch tragen die Zoocysten (Fig. 10, IV), insofern einen eigenthümlichen Charakter, als besondere Austrittsstellen für die Amoeben geschaffen werden, indem an einzelnen Punkten die Membranverdickung unterbleibt und hier bei der Reife eine Auflösung erfolgt. Ueberdies sind nackte, d. h. nicht in Sporocysten gebildete Dauersporen vorhanden, und hierin stimmt das Genus mit *Vampyrellidium* überein. Bisher kennt man nur einen Repräsentanten.

1. *Haplococcus reticulatus* Zopf.[2])

In biologischer Beziehung unterscheidet sich dieser Organismus von allen übrigen Vampyrelleen durch den Umstand, dass er sich im Körper von Thieren und zwar der Schweine ansiedelt, wo er zwischen den Muskelfasern gefunden ward. Seine Zoocysten stellen relativ kleine (etwa 16—22 μ im Durchmesser haltende) vollkommen oder nahezu kugelige Körper dar. Ihre Membran ist glatt, schwach verdickt und daher deutlich doppelt contourirt, mit Ausnahme von 3 oder mehreren kreisförmig umschriebenen Stellen, welche stets unverdickt bleiben und als flache Papillen ein wenig über den Contour des Behälters vorspringen (Fig. 10, IVb). In dem anfangs feinkörnigen Plasma tritt zur Reifezeit ein

---

[1]) Vergl. Auerbach, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. VII.

[2]) Ueber einen neuen Schleimpilz im Schweinekörper *Haplococcus reticulatus* Biol. Centralbl. 1883. Bd. III. Nr. 22. — Sitzungsberichte des botan. Vereins d. Provinz Brandenburg. Juni 1882.

Zerklüftungsprozess ein, der zur Bildung von mehreren (etwa 6—15) Plasmaportionen führt. Zunächst pflastersteinartig aneinander gelagert, runden sie sich später gegen einander ab, nehmen amoeboide Bewegungen an und schlüpfen endlich als Amoeben aus. Ihre Austrittsstellen entsprechen den erwähnten, verdünnten und schwach vorgewölbten Membrantheilen, die allmählich bis zur völligen Auflösung vergallerten.

Die Dauersporen stellen Kugeln oder Tetraeder mit starkgerundeten Flächen und Kanten dar und zeigen einen Durchmesser von etwa 25—30 mikr. Die kugeligen waren glatt, die anderen mit leistenartigen Erhabenheiten besetzt, die zahlreiche, in ziemlich grosser Regelmässigkeit auftretende, polygonale Maschen bildeten. Sie waren in Bezug auf die Skulptur dorsiventral gebaut; denn während die Bauchseite nur Netzform zeigte, fanden sich auf der Rückseite ausserdem 3 im Scheitel zusammenstossende, den Kanten des gerundeten Tetraeders entsprechende, lange, kräftige Rippen. Im Inhalt der reifen Spore sieht man meist einen grossen Tropfen von Reserveplasma. Die Auskeimung der Sporen und das weitere Verhalten der Amoeben bleibt noch zu ermitteln.

Ausser dem Umstande, dass die Muskelfasern durch die Einlagerung des Parasiten theilweis aus ihrer Lage gebracht, z. Th. zusammengedrückt wurden, habe ich keine auffälligen Einflüsse bemerkt, wie denn auch die Fleischstücke, in denen der Schmarotzer reichlich vorhanden war, durchaus gesundes Aussehen zeigten. Soweit ich in Erfahrung bringen konnte, scheinen die Schweine in keinerlei besonderer Weise belästigt zu werden.

Wahrscheinlich nehmen die Schweine den Parasiten mit der Nahrung auf die sie aus Schmutzlocalitäten herauswühlen.

Genus 4. *Vampyrella* Cienk.

Die bisher bekannten Repräsentanten dieses Genus sind sämmtlich Bewohner von Süsswasser- und Meeresalgen, welche jedoch nur den Gruppen der Bacillariaceen, Conjugaten und Chlorophyceen (Confervaceen, Cladophoreen, Oedogoniaceen, Palmellaceen, Euglenaceen) angehören. Alle Arten nähren sich vom Inhalt lebender Zellen, insbesondere von Stärke und von Chlorophyll, das bei der Verdauung zu roth- oder gelbbraunen Ballen verarbeitet wird. Ein Theil des veränderten Chlorophylls wird gelöst und färbt vegetative wie fructificative Zustände mehr oder minder intensiv ziegelroth, orangeroth, rosenroth oder seltener gelblich bis bräunlich.

Die Amoebenzustände sind relativ gross, meist actinophrysartig (Fig. 3, V, Fig. 37, G), mit langen, bei den meisten Arten körnchenlosen Pseudopodien sich bewegend, selten mit breitem Saume von Hyaloplasma. Bei allen Arten ist ein deutlicher, relativ grosser Kern nachweisbar, doch wird derselbe durch Chlorophyll, Stärke etc. leicht verdeckt. Neuerdings haben Sorokin und Klein sowohl Zweitheilung der Amoeben, als auch Verschmelzung derselben zu Plasmodien und Theilbarkeit der letzteren nachgewiesen. Doch bleiben die Plasmodien, da sie meist nur aus 2—4 Amoeben entstehen, klein.

Die Nahrungsaufnahme findet entweder in der Weise statt, dass jene vegetativen Zustände das Nährsubstrat, wenn es von nur kleinen, einzelligen Pflänzchen (Bacillarien, Desmidien, Euglenen etc.) gebildet wird, umfliessen und dann erst durch die Membran hindurch Pseudopodien ins Innere senden, oder in der Art, dass die vegetativen Stadien sich an die Algenzellen ansetzen, die Membran nur an einem Punkte mittelst eines dicken Plasmafortsatzes durchbohren und von diesem aus feinere Pseudopodien entwickeln, die den Inhalt der Wirthszelle zusammen-, und in den Plasmakörper hinein ziehen.

Die Cysten sind mit einfacher (Fig. 10, I, Fig. 38, I—VI) oder doppelter (Fig. 10, II, V, Fig. 11, III, VI) oder mehrfacher (Fig. 11, IV) Haut versehen.

In den Zoocysten werden eine, oder durch Theilung des Inhalts 2 bis 4, selten mehr Amoeben erzeugt. Besondere Austrittsstellen sind nicht vorhanden. Das Ausschlüpfen erfolgt in der Regel gleichzeitig an so viel Punkten, als Amoeben gebildet sind, da jede derselben sich eine Oeffnung durch die Membran bohrt. Die in Form brauner Ballen vorhandenen unverdauten Nahrungsreste werden vor dem Ausschlüpfen ausgeschieden und bleiben in der Zoocyste zurück (Fig. 37, Fn). In den Sporocysten werden die Dauersporen der Regel nach in der Einzahl erzeugt, und zwar nachdem der plasmatische Inhalt sich unter Abscheidung unverdauter Nahrungsreste ein oder mehrere Male contrahirt und dabei jedesmal eine Haut abgeschieden hat. In dem dunkelrothen Inhalt der Sporen findet sich meist Reserveplasma in Form von dicht gelagerten Tröpfchen aufgespeichert. Bezüglich des Modus der Keimung der Spore fehlen noch Untersuchungen.

Ausser den Sporo- und Zoocysten kennt man für einzelne Arten noch Hypnocysten.

1. *Vampyrella Spirogyrae* Cienkowski.[1])

Sie lebt ausschliesslich an Spirogyren. Ihre relativ grossen ziegelrothen Amoeben tragen im Allgemeinen actinophrysartigen Charakter (Fig. 37, E G) und zeigen in ihren Pseudopodien Körnchenbewegung. Fusion der Amoeben ward noch nicht beobachtet. Die Amoebe setzt sich an die Algenzelle an, durchbohrt deren Wandung (Fig. 37, E), sendet Pseudopodien ins Innere und zieht mittelst derselben Chlorophoren, Stärke und Kerne in ihren Plasmakörper hinein. Hat sie die Zelle ausgeplündert, so kriecht sie weiter, um eine zweite, dritte Zelle etc. anzubohren. Endlich nach reichlich aufgenommener Nahrung geht sie den Zoocysten-Zustand (Fig. 10, I, II, III) ein, in welchem zunächst die Nahrung verdaut und das Chlorophyll dabei in eine rothbraune Masse verwandelt und in unregelmässige Klümpchen zusammengeballt wird. Später theilt sich das ziegelroth gewordene Cystenplasma in 2—4 Theile, die als Amoeben an verschiedenen Punkten die Cysten verlassen (Fig. 10, I). Häufig kommt es vor, dass innerhalb der primären Cystenhaut eine nochmalige Contraction des Plasmas mit Bildung einer secundären Haut zu Stande kommt (Fig. 10, II, III). Die Gestalt der Zoocysten ist gewöhnlich kuglig oder ellipsoidisch, selten unregelmässig.

Durch Cienkowski, der den Entwicklungsgang zuerst feststellte, sind auch die Sporocysten (Fig. 11, III, IV) bekannt geworden. Sie entstehen wie die Zoocysten, nur erfolgt in der Regel 2 bis mehrfache Contraction des Plasmainhaltes, begleitet von den entsprechenden Membranbildungen. Nicht selten findet man de Dauercystenapparat bestehend aus der Dauerspore und noch 4 diese un schachtelnden Häuten. So in Fig. 11, IV, wo die äusserste Haut sehr zart, di nächste dicker, die dritte wiederum sehr zart und morgensternartig configuri die vierte wieder dick und glatt erscheint.

---

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Monaden (Max Schultze's Archiv f. mikr. Anatomie pag. 218.)

2. *Vampyrella pendula* CIENKOWSKI.

Als Substrat dienen dieser zuerst von CIENKOWSKI[1]) näher untersuchten Art besonders Oedogonien, hin und wieder auch Bulbochaeten und Conferven. Die Amoeben tragen etwa den gestaltlichen Charakter derer von *V. Spirogyrae* (Fig. 3, V), doch unterscheiden sie sich durch den Mangel der Körnchen-Bewegung in den Pseudopodien. Sie durchbohren die Membran ihrer Wirthszellen und senden einige Pseudopodien hinein, welche Chlorophyll und Stärke heranziehen, sodass der Plasmakörper bald ganz grün erscheint. Auch für diese Art hat KLEIN Verschmelzung von 2—4 Amoeben zu Plasmodien beobachtet. Die Zoocysten, zu denen sich die Amoeben resp. Plasmodien entwickeln, sind von charakteristischer Gestalt; diese Behälter erscheinen nämlich birnförmig mit stielartiger verschmälerter Basis der Nährzelle aufsitzend (Fig. 10, V).

Innerhalb der zarten Cystenhaut contrahirt sich das Plasma im oberen Theile zu der eigentlichen, Kugel- oder Eiform annehmenden zartwandigen Zoocyste, während das Hyaloplasma des Stieles zu einem feinen medianen Strange erstarrt (Fig. 10, V). Je nach der Grösse der Zoocyste entstehen aus dem Inhalt 1—4, in bekannter Weise beide Häute durchbohrende Amoeben.

Der Entwicklungsgang der Dauersporen bildenden Cysten (Fig. 11, VI) stimmt zunächst mit der der Zoocysten überein, nur dass die secundäre Membran stachelige Skulptur annimmt, ein Merkmal, das für die Species charakteristisch erscheint. Innerhalb derselben contrahirt sich das Plasma zur kugligen oder ellipsoidischen, mit doppelt contourirter Membran versehenen Spore, deren Inhalt dunkelziegelroth ist und dicht gelagerte Körner von Reserveplasma enthält.

Unter gewissen (offenbar ungünstigen) Ernährungsbedingungen können nach KLEIN Schwärmer oder auch Plasmodien einen provisorischen Ruhezustand eingehen, indem sie sich abrunden und mit dünner Membran umgeben (Hypnocysten). Die der Amoeben sind natürlich kleiner, als die der Plasmodien. Beim Eintritt günstigerer Bedingungen schlüpft aus ihnen wieder eine Amoebe hervor von gewöhnlichem Charakter.[2]).

3. *Vampyrella variabilis* KLEIN.

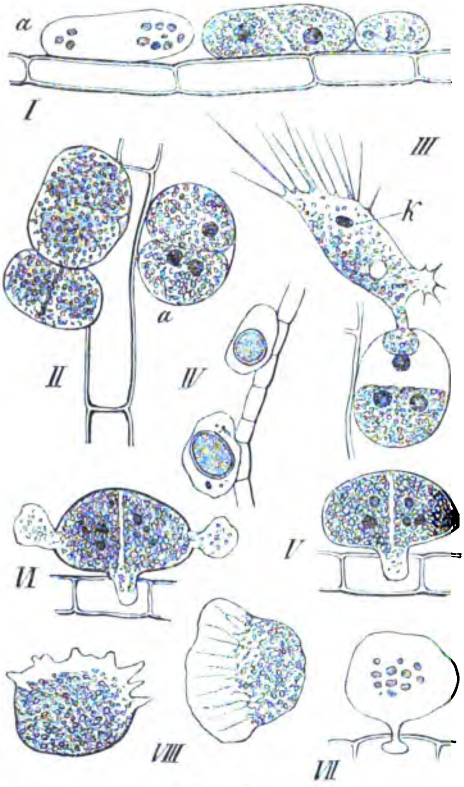
Nach KLEIN[3]) lebt diese Art an einer (nicht näher bestimmten) Fadenalge. Ihre Zoocysten zeigen im Gegensatz zu den vorbeschriebenen Arten nach Grösse und Form auffällige Variabilität. Man findet oft ganz unregelmässige, lappige etc. Gestalten (Fig. 10, VIII). Der Durchmesser der Cysten schwankt zwischen etwa 16 und 92 μ. An der dünnen Cystenwand lässt sich durch Jod und Schwefelsäure Blaufärbung hervorrufen. Aus den kleineren Formen tritt der ziegelrothe Inhalt als eine einzige Amoebe aus; den grösseren entschlüpfen 2—4, den grössten selbst bis 10 Amoeben nach dem bekannten Modus. Die Amoeben sind relativ klein (meist 0,012 Millim.), actinophrysartig, ohne Körnchenbewegung. Wie KLEIN durch direkte Beobachtung constatirte, fusioniren sie zu zwei und mehreren und bilden so unregelmässig-eckige oder lappige Plasmodien, welche sich theilen können. Amoeben wie Plasmodien berauben die Nährzellen ihres Inhalts in derselben Weise, wie *V. Spirogyrae.* Ausserdem kennt man die Sporocysten. Die Dauerspore entsteht durch Contraction des Cysteninhaltes zu einem kugeligen oder ellipsoidischen, mit dicker, feinwarziger Membran sich umgebenden Körper.

---

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Monaden, in MAX SCHULTZE's Archiv I, pag. 221. Taf. 13, Fig. 57—63 und pag. 223. — KLEIN, Vampyrella, ihre Entwicklung und systematische Stellung. Botan. Centralblatt. Jahrgang III, 1882. Bd. XI.

[2]) Was KLEIN als *Vampyrella inermis* beschreibt, dürfte eine blosse Varietät der *V. pendula* sein, denn sie weicht im Grunde nur dadurch ab, dass die secundäre Membran der Sporocyste, anstatt morgensternförmig, glatt erscheint.

[3]) KLEIN, Vampyrella, Botan. Centralbl. Bd. XI. pag. 189 u. 257, Taf. I, Fig. 1—33.



(B. 484.) Fig. 38.

I—IV *Vampyrella variabilis* Klein. I (600fach) Stück eines Oedogonium-Fadens mit 3 gestreckten Zoocysten. Die eine (a) hat ihre Amoeben bereits entlassen, in den beiden andern sind sie noch vorhanden. Die dunklen Körper sind Chlorophyllreste. II (700fach) Stück eines Oedogoniumfadens mit 3 rundlichen Zoocysten; in der einen (a) hat sich der Inhalt zu zwei Amoeben umgebildet. III 700fach. Dieselbe Zoocyste einige Minuten später. Die eine Amoebe ist im Ausschlüpfen begriffen; eben zwängt sich der hintere Theil ihres Plasmaleibes noch durch die Oeffnung. Die Amoebe zeigt einen amoeboiden länglichen Kern und eine Vacuole. IV 350fach. Stück eines schmalen Algenfadens mit 2 Sporocysten. V—VIII *Vampyrella pedata* Klein. 350fach. V Zoocyste mit cylindrischem Stiel in der Oedogoniumzelle steckend, Inhalt in 2 Amoeben getheilt. VI die beiden Amoeben im Ausschlüpfen begriffen. VII Entleerte Zoocyste, im Innern die braunen Chlorophyllreste, der Stiel stark eingeschnürt. VIII die für die Art charakteristische Amoebenform; Bewegung mittelst des breiten Hyaloplasmasaumes, lange Pseudopodien fehlen. (Fig. IV—VIII nach Klein, die übrigen n. d. Nat.)

4. *Vampyrella pedata* Klein.[1]

Sie lebt in Gemeinschaft mit anderen Vampyrellen an Oedogonien. Von ihren fructificativen Zuständen sind bisher nur die Zoocysten bekannt. Letztere zeichnen sich aus durch stielartige, meist in der Einzahl, seltener in Zweizahl auftretende, bald zitzenförmige, bald an der Basis fussartig erweiterte Fortsätze, mit denen sie in den entleerten Wirthszellen stecken bleiben (Fig. 38, V—VII); im Uebrigen sind die Zoocysten etwa von der Form derer von *V. Spirogyrae* (niedergedrückt-kugelig, ellipsoidisch, eiförmig, birnförmig). Ihre Membran wird durch Jod und Schwefelsäure gebläut. Der plasmatische Inhalt der Zoocyste, von meist ziegelrother oder gelbbrauner Färbung, theilt sich in der Regel in 2 Amoeben (Fig. 38, V, VI), welche an den beiden Polen austreten; kleinere Formen entwickeln nur eine Amoebe. Diese Zustände sind gegenüber anderen Vampyrellen durch geringe Entwicklung des Bewegungsapparates ausgezeichnet: der durch lange radial gestellte Pseudopodien hervorgerufene »*Actinophrys*-Charakter fehlt, die Pseudopodien bleiben kur oder fehlen ganz, und die Bewegungen werden von einem einseitigen breiten Hyaloplasma Saume ausgeführt (Fig. 38, VIII) zu den Oedogonienzellen hingelangt, durchbohren sie mit dickem Fortsatze deren Membran und ziehen Chlorophyll und Stärke in ihren Plasmakörper. (Ohne Zweifel sind **Hertwig** und **Lesser**'s *Hyalodiscus rubicundus*[1]), sowie F. E. **Schulze**'s *Plakopus ruber*[2]) mit den eben beschriebenen Amoeben der *Vampyrella pedata* identisch, wenn auch die Weiterentwicklung jener Zustände nicht verfolgt wurde. Bildung kugeliger Hypnocysten ward gleichfalls von **Klein** festgestellt, die der Sporocysten aber, sowie auch Plasmodienbildung bisher noch nicht beobachtet. Zur Zeit ist die Art nur aus Ungarn bekannt, aber jedenfalls auch in Deutschland zu finden.

---

[1] Vampyrella Cienk. im Botan. Centralbl. Bd. XI, pag. 204—208 und pag. 259, Taf. I Fig. 1—19.

5. *Vampyrella multiformis* **Zopf**.

Ich fand diese typisch-vampyrellenartige Species in einer Cultur einzelliger chlorophyllgrüner Algen (Desmidiaceen [Cosmarien] und *Chlamydomonas*). Die schwach fleischrothen Amoeben, welche actinophrysartige Pseudopodien entwickeln (Fig. 39, A), kriechen in solche Pflänzchen hinein und zehren deren Inhalt auf. Hier bleiben sie entweder liegen und bilden Zoocysten (Fig. 39, B C D E), oder sie durchbohren die Wirthsmembran und encystiren sich ausserhalb der Alge. Bezüglich der Form lassen die Zoocysten eine weitgehende Variabilität erkennen. Die in den Algen entstandenen sind kugelig oder ellipsoïdisch oder meistens die Form der Wirthszellen nachahmend, die frei entstandenen erscheinen in der Regel sehr unregelmässig und von verschiedenster Grösse (Fig. 39, F G H). In ihrem von zarter Haut umgebenen Inhalt sieht man die unverdauten Chlorophyllreste in Form rothbrauner Körnchen oder Klümpchen liegen. Häufig findet man Formen wie Fig. 39, D, wo die Amoebe beim Austritt aus der Wirthszelle zur Zoocyste wurde und daher tief

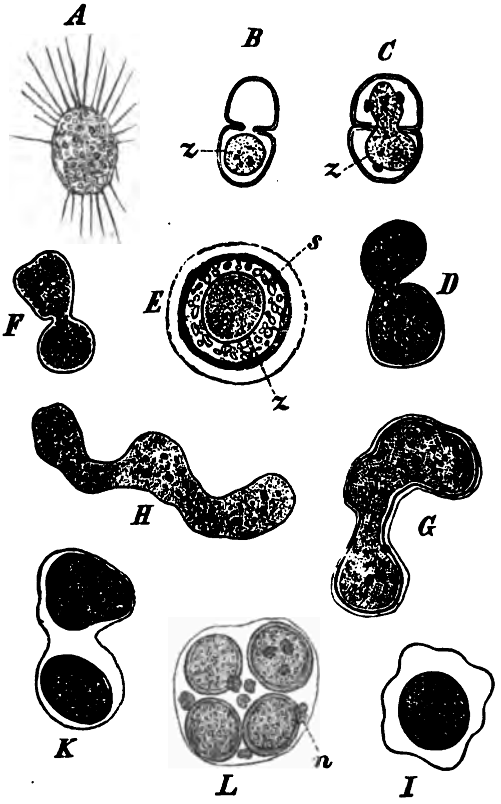


Fig. 39. (B. 485.)

Vampyrella multiformis **Zopf** (540 fach). A actinophrysförmiger Amoebenzustand. B C *Cosmarium*-Zellen mit je einer Zoocyste (z). D Hälfte einer Cosmarienzelle mit einer halb im Innern steckenden, halb ausserhalb derselben befindlichen eingeschnürten Zoocyste. E *Chlamydomonas*-Zelle mit einer Zoocyste z im Centrum, die umlagert ist von Stärkekörnern s. F G H unregelmässige, grosse Zoocysten, die dunklen Körner sind braune Nahrungsballen, bei G ist eine secundäre Cystenhaut vorhanden. I Sporocyste mit einer Spore. K Sporocyste mit 2 Sporen. L Sporocyste mit 4 Sporen. n die braunen Nahrungsballen.

---

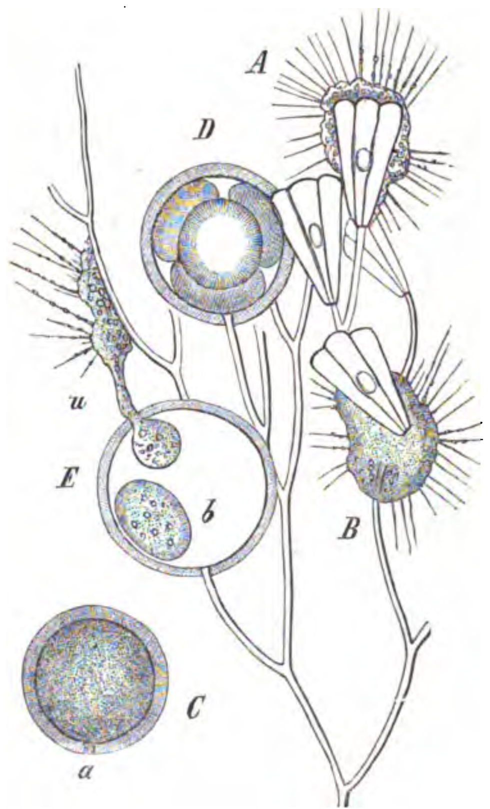
[1]) Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. X, pag. 49.

[2]) Daselbst. Bd. XI, pag. 348.

eingeschnürt erscheint. Ausnahmsweise contrahirt sich das Plasma, um nochmals eine Haut abzuscheiden. Die Sporocysten, in ihrer Form gleichfalls sehr schwankend, entwickeln zwei oder mehrere Dauersporen, indem ihr Inhalt sich in ebenso viele Theile theilt, die nach Ausstossung etwaiger unverdauter Ingesta (Fig. 39, Li) sich abrunden und mit derber Membran umgeben (Fig. 39, K L). Doch sind auch einsporige Cysten (Fig. 39, I) häufig.

6. *Vampyrella polyblasta* Sorokin.[1])

Die Entwicklung geht nach Sorokin von einer actinophrysartigen, rosenrothen Amoebe aus. Wenn sie anderen ihres Gleichen begegnet, so fliesst sie mit ihnen zusammen, ein Act, der sich mehrmals wiederholen kann und zur Plasmodien-Bildung führt. Die Plasmodien nähren sich von Euglenen, deren Chlorophyll sie aufzehren. Schliesslich ziehen sie ihre Pseudopodien ein, umhüllen sich mit Membran und stellen nunmehr Zoocysten dar. Ihr Inhalt theilt sich in Amoeben, die jede an einer besonderen Stelle der Membran ausschlüpfen. Mitunter kriechen die Amoeben in encystirte Euglenen ein, um daselbst kleine Zoocysten zu bilden, deren jede wieder eine Amoebe entlässt. Das Plasmodium kann beim allmählichen Austrocknen der Cultur in zahlreiche Plasmaportionen zerfallen, deren jede sich mit Membran umgiebt. Befeuchtet man solche Zustände wieder, so fliessen sie nach Aufquellung der Wandung von Neuem zum Plasmodium zusammen. Es liegt also hier ein Analogon der Sclerotienbildung der höheren Mycetozoen vor. Auch Mikrocysten sind beobachtet worden, Sporocysten dagegen unbekannt.



(B. 486.) Fig. 40.

Vampyrella Gomphonematis Haeckel. Bäumchenartige Colonie von *Gomphonema devastatum* Haeckel mit verschiedenen Entwicklungszuständen der *Vampyrella*. A B Amoeben, welche die Diatomeen umhüllen, von *Actinophrys*-Form. C Cyste mit noch nicht differenzirtem Inhalt. In der dicken Membran bei a die Stelle, wo die Cyste das Ende eines *Gomphonema*-Stieles umfasste. D eine Cyste, deren Inhalt in 4 Amoeben getheilt ist. E eine Cyste, aus der soeben eine Amoebe ausschlüpft (nach Haeckel).

7. *Vampyrella Gomphonematis* Haeckel.

Biologisch hat dieses von Hae ²) an der norwegischen Küste entdec e Meeres-Mycetozoum mit folgender t insofern Gemeinsames, als dasse e sich gleichfalls von Bacillarien nährt und speciell ein mit verzweigten Gall - stielen versehenes *Gomphonema (G. devastatum* Haeckel) ausplündert.

---

[1]) Grundzüge der Mycologie, pag. 495—497. Vergl. Just's Jahresbericht 1876.

[2]) Biologische Studien, pag. 162—169. Taf. VI. Fig. 1—4.

Von fructificativen Zuständen kennt man bisher nur eine Cystenform (die Zoocystenform ?) (Fig. 40, CDE). Sie zeigt kugelige Gestalt und eine ziemlich dicke, glashelle, durch Jod und Schwefelsäure sich nicht bläuende Haut. Ihr Durchmesser beträgt meistens 0,06—0,07 Millim. Der hell ziegelrothe, plasmatische, mit Fetttröpfchen durchsetzte Inhalt zerklüftet sich in 4 Portionen, die sich — entgegen der sonst bei Vampyrellen herrschenden Regel — gegenseitig abrunden und tetraedrische Lagerung zeigen (Fig. 40, D). Sie schlüpfen schliesslich als Amoeben aus, die Haut, wie es scheint, nur an einer Stelle durchbohrend (Fig. 40, Eu). Die ihrer Form nach actinophrysartig erscheinenden, in den Pseudopodien Körnchenbewegung zeigenden, ziegelrothen Amoeben kriechen nach benachbarten *Gomphonema*-Zellen hin, umfliessen diese und saugen sie mittelst ihrer Pseudopodien aus. Die entleerten Schalen werden aus dem Körper ausgestossen, die Pseudopodien eingezogen und der Körper rundet sich zur Cyste ab, das äusserste Ende der zuletzt geplünderten *Gomphonema*-Zelle in der Regel umschlossen haltend; daher erscheint die Cystenhaut an dieser Stelle durchbrochen (Fig. 40, Ca).

Zu *Vampyrella* gehört vielleicht auch: *Monadopsis vampyrelloides* Klein.[1])

Sie wurde an einer Tetaspora-artigen Alge beobachtet. Ihre Amoeben sind im Vergleich zu anderen Arten sehr klein, blassröthlich gefärbt mit wenigen kurzen spitzen Pseudopodien versehen. Sie umfliessen die Nähralge entweder einzeln, oder mehrere Amoeben die mit einander verschmelzen, hüllen Gruppen der Nährzellen ein und encystiren sich dann. Die Zoocysten erscheinen von geringer Grösse, kugelig oder ellipsoidisch, und sind mit zarter, durch Jod und Schwefelsäure sich bläuender Membran versehen. Ihr Inhalt wird in 2 bis 3 Amoeben getheilt, die sodann an verschiedenen Stellen ausschlüpfen. Sporocysten wurden noch nicht beobachtet.

Genus 5. *Leptophrys* Hertwig u. Lesser.

Von Entwicklungsstadien sind bekannt 1. die Amoebenform, 2. die Plasmodien, 3. amoebenerzeugende Zoocysten, 4. Dauersporen erzeugende Cysten (Sporocysten). In ihrer actinophrysartigen Gestalt erinnern die Amoeben lebhaft an die Vampyrellen, doch sind sie nicht, wie diese einkernig, sondern vielkernig und wie es scheint frei von contractilen Vacuolen. Ihre Nahrung besteht in lebenden Algen, Monadinen und Protozoen. Sie bemächtigen sich ihrer Beute durch Umfliessen. Bisher ist nur eine Art bekannt:

1. *L. vorax* Cienk.

In Gräben, Moorsümpfen, Teichen, Wasserreservoiren ziemlich häufig auftretend lebt diese von Cienkowski entdeckte und als *Vampyrella vorax* beschriebene[2]) Species von den verschiedensten Algen, insbesondere von (Bacillariaceen (Cocconemen, Epithemien, Naviculen, Synedren etc.) aber auch von Conjugaten (Desmidien) und den verschiedensten Chlorophyceen (Oedogonien, kleinen Coleochaeten, chlamydomonasartigen Palmellaceen, Euglenen etc.) In meinen Culturen wurden selbst die Zoocysten und Sporocysten naher Verwandten (wie z. B. der *Vampyrella pendula* Cienk.), sowie die Ruhezustände von Räderthierchen nicht verschont.

---

[1]) *Vampyrella*, ihre Entwicklung u. systematische Stellung. Botan. Centralblatt Bd. XI, pag. 209 u. 260. Taf. 4. Fig. 20—27.

[2]) Beiträge zur Kenntniss der Monaden: Max Schultze's Archiv I, pag. 223. Taf. 13. Fig. 64—73.

Die Amoeben (Fig. 3, II, Fig. 4, VII) sind vor den Vampyrellen-Amoeben durch ihre Grösse ausgezeichnet, bald farblos, bald mit einem von verdauten Chlorophyll herrührenden röthlichen Farbstoffe tingirt. Infolge der netzmaschigen Anordnung des Körnchenplasmas erhalten sie ein schaumiges Ansehen (Fig. 3, II, Fig. 4, VII). Innere Anordnung beruht im Wesentlichen auf der Gegenwart zahlreicher, bisher noch bei keiner anderen Monadine beobachteten Paramylumkörner, die dicht nebeneinanderliegend den Plasmakörnchen nur jene maschenartige Anordnung gestatten, und von Cienkowski, Hertwig und Lesser,[1] sowie von Klein[2] für Vacuolen gehalten wurden. Die Amoeben sind einerseits der Theilung (Fig. 4, VII) fähig, sowohl vor als nach der Nahrungsaufnahme, andererseits können sie, wie Kein zuerst zeigte und ich selbst bestätigte, fusioniren.

Amoeben wie Plasmodien umfliessen ihre Opfer und hüllen sie ganz mit ihrem Plasmakörper ein. Längere Algenfäden werden dabei in kurze Stücke zerknickt.

Das Chlorophyll der Nährzellen wird allmählich in eine braune, formlose Masse verwandelt, die Stärke aber scheinbar nicht gelöst. Bei Bildung der Zoocysten (Fig. 9, V) seitens der Amoeben oder der Plasmodien werden die z. Th. erst noch vollständig zu verdauenden Nahrungskörper mit eingeschlossen, sowohl kleinere, als grössere, und davon hängt die Form und Grösse dieser Fructificationszustände wesentlich mit ab. Bald erscheinen sie mehr rundlich (kugelig, eiförmig, herzförmig, stumpfdreieckig, viereckig etc.) bald mehr gestreckt (Fig. 9, V), cylindrisch, flaschenförmig, spindelig, bisquitartig etc. Ich fand nicht selten Zoocysten von ¼ Millim. Länge. Ihre Haut ist glatt, farblos und zeigt mit Jod und Schwefelsäure Blaufärbung. Der gleichfalls Paramylum (Fig. 9, V p)führende weissröthliche Inhalt theilt sich später in 2—6 Portionen, deren jede an einer anderen Stelle die Membran als Amoebe verlässt.

Die entleerten Cystenhäute umschliessen noch lange Zeit die ausgesogenen Bacillarien, grünen Algen etc.

Aeltere Beobachter haben Bacillarienhaltige Cysten wegen entfernter Aehnlichkeit mit Copulationsstadien von Bacillarien, irrthümlich für Zustände letzterer Art gehalten.[3]

Zum Zweck der Formation der Sporocysten (Fig. 11, III) stossen die Amoeben resp. Plasmodien ihre Einschlüsse stets aus. Sie runden sich dann zum kugeligen oder gestreckten Körper ab, der sich mit dünner Haut umhüllt. Innerhalb derselben contrahirt sich das Plasma zur Kugel oder zum Ellipsoid und umgiebt sich mit derberer Membran, zur Spore werdend. Unter gewissen Verhältnissen wiederholt sich der Vorgang, sodass der ganze Sporocystenapparat besteht aus der zarten äusseren Haut, aus einer derben, oft mit nach innen vorspringenden wärzchenförmigen Verdickungen versehenen inneren Haut, und aus der dunkelziegelrothen derbwandigen Dauerspore (Fig. 11, VII), in deren Inhalt Reservestoffe in Form dicht gelagerter wandständiger Tröpfchen oder Körnchen aufgespeichert liegen.

An *Vampyrella* und *Leptophrys* dürfte sich anschliessen:

---

[1] Ueber Rhizopoden und denselben nahestehenden Organismen (Max Schultze's Ar iv Bd. X. Supplement pag. 57 ff. Taf. II. Fig. 3. 4.) hier ist die Amoebenform als *Leptoph ys cinerea* und *L. elegans* beschrieben.

[2] *Vampyrella*, ihre Entwicklung und systemat. Stellung, Bot. Centralbl. Bd. 11. pag. 9 u. 260. Taf. 4, Fig. 20—27.

[3] Vergl. Lüders, Bot. Zeitung 1860, pag. 377.

Endyomena polymorpha Zopf.[1])

Ich habe den Schmarotzer in Berlin, Halle und in Pommern beobachtet. Seine Amoeben sind ein- bis mehrkernig, von sehr wechselnder Grösse und unregelmässiger Gestalt. Sie kriechen in die Scheiden mancher Spaltalgen (Lyngbyen, *Tolypothrix* etc.) hinein, um hier die Hormogonien anzugreifen und gänzlich aufzuzehren. Die unverdaulichen Reste durchsetzen das Plasma der Amoeben in Form kleiner braungefärbter Ballen und werden bei Beginn der Fructification ausgestossen.

Von fructificativen Stadien habe ich bisher bloss die amoebenerzeugenden Zoocysten aufgefunden (Fig. 10, IX—XIII). Dieselben sind zu mehreren bis vielen (oft bis über 20) in eine Reihe gelagert und zeigen sehr wechselnde Grösse und Form. Oft treten sie in zierlich cylindrischer Gestalt auf, den Raumverhältnissen der Scheide sich accomodirend (Fig. 10, IX). Sehr häufig aber weiten sie unter Annahme von bauchigen, keuligen, selbst kugeligen, oder ganz unregelmässigen Formen die Scheide mehr oder minder bedeutend aus (Fig. 10, X), ja sie durchbrechen dieselbe mitunter, seitliche Auswüchse bildend (Fig. 10, XIII).

Kleine Zoocysten enthalten nur 1—2 Kerne, grössere, mehrere bis viele. (Fig. 9, IX.) Sie sind nur nach Abtödtung und Färbung nachzuweisen in Folge ihres sehr geringen Lichtbrechungsvermögens. Mit zunehmendem Alter contrahirt sich das Plasma innerhalb der primären Haut, um eine secundäre Hülle abzuscheiden (Fig. 10, X, XII), und zwar tritt jene Contraction in der Regel am auffälligsten an den Polen auf. Die Auskeimung der Zoocysten zu Amoeben habe ich leider nicht ermitteln können.

Wenn im Laufe der Zeit die Scheiden der Spaltalge vergallerten, so werden die Zoocysten frei, anfangs noch in der Richtung der ehemaligen Scheide gelagert, verschieben sie sich später gegeneinander.

In meinen Culturen wurden die betreffenden Spaltalgen in dem Grade decimirt, dass ihre anfangs schön blaugrünen Häute schliesslich in graubräunliche verwandelt wurden.[2])

Familie 2. Bursullineen Zopf.

Bezüglich ihrer Lebensweise unterscheiden sie sich von den Vampyrellen darin, dass sie nicht Wasser-, sondern Luftbewohner sind, die zum Substrat Excremente pflanzenfressender Thiere oder sonstige todte Pflanzentheile wählen. Sie besitzen z. Th. Plasmodienbildung und zweierlei Fructification: amoebenbildende Zoocysten und nackte Dauersporen.

Genus 1. *Bursulla* Sorok.

1. *Bursulla crystallina* Sorokin.[3])

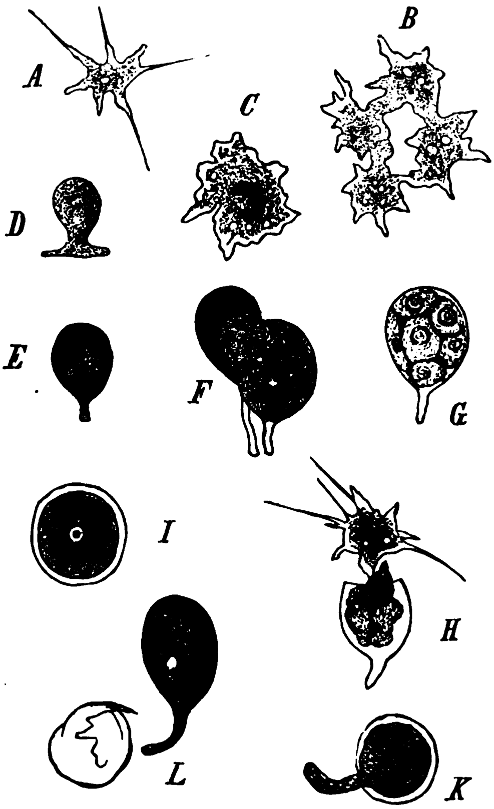
Ihr Substrat sind Pferdeexcremente, an deren Oberfläche sie zunächst in Amoeben erzeugenden Zoocysten fructificirt. Letztere stellen gestielte kugelige oder eiförmige Behälter von ungefähr 15 mikr. dar (Fig. 41, G). Die Länge des Stieles schwankt zwischen der Hälfte und dem Mehrfachen der Cystenlänge. Der rosenröthliche Inhalt enthält intensiver gefärbte Körnchen und Fetttröpfchen. Zur Reifezeit theilt er sich in 8 Portionen, die als Amoeben (Fig. 41, A) die Zoocyste verlassen, nachdem die polare Region ihrer Membran durch einen Vergallertungsprozess aufgelöst ist (Fig. 41, H). Die Amoeben bewegen sich mittelst langer, spitzer Pseudopodien und können zu 2 bis mehreren fusioniren (Fig. 41, B), ein kleines Plasmodium bildend (Fig. 41, C). Bald nachher geht es zur Fruchtbildung über, indem sich das Plasma in der Mitte zu einem Hügel anhäuft. In dem Maasse, als dieser Hügel sich vergrössert, verkleinert sich der Durchmesser des Plasmodiums und schliesslich geht es ganz auf in der Bildung einer gestielten Zoocyste von der oben beschriebenen Beschaffenheit (Fig. 41, D—G). Aus einem Plasmodium von grösseren Dimensionen können unter Umständen auch 2—3 Zoocysten hervorgehen (Fig. 41, F). Ausser dieser Fructification hat Sorokin auch noch Dauersporen beobachtet (Fig. 41, I). Sie entstehen gleichfalls aus Plasmodien, sind kugelig, mit dicker Haut, rosenrothem Inhalte und deutlichem Kerne versehen. Bei der ziemlich eigenartigen Keimung platzt die glatte Haut auf, der Inhalt tritt heraus und formt sich schliesslich zu einer gestielten Zoocyste (Fig. 41, K, L.[1])

---

[1]) Von ἐνδύεσθαι = hineinkriechen gebildet, weil der Organismus in die Scheiden von Spaltalgen einkriecht.

[2]) Näheres über diesen interessanten Schmarotzer gedenke ich an anderer Stelle mitzutheilen.

[3]) Annales des sc. nat. bot. sér. 6. tom. 3, pag. 40. 1876.



(B. 487.) Fig. 41.

Bursulla crystallina Sorok. A Amoebenzustand. B Vier Amoeben im Begriff zu fusioniren. C Plasmodium, in dessen Mitte sich eine Erhebung als Anfang der künftigen Zoocyste bildet. D die Erhebung hat sich vergrössert und stellt eine kurze Keule dar. E das Plasma des Plasmodiums ist bereits ganz zur Bildung der Zoocyste verwerthet. Sie erscheint nun gestielt. F zwei Zoocysten aus ein und demselben Plasmod hervorgegangen, länger gestielt. G eine reife Zoocyste, der Inhalt ist in mehrere Amoeben zerklüftet. H der scheitelständige Theil der Cystenhaut ist aufgelöst, und nun treten die Amoeben aus. J Dauerspore. K Keimung derselben, der Inhalt tritt theilweis durch die Membran hindurch und formt sich zum Stiel. L das Endprodukt der Keimung: die gestielte Zoocyste, daneben liegt die leere Sporenhaut (500 fach, nach Sorokin).

Familie 3. Monocystaceae Z.

Hierhergehören einige Wasserbewohner, die vorante Formen darstellen und zwar sich von
gen oder Protozoen nähren. V
Fructificationsformen wird im C
gensatze zu den Vampyrelleen nur die Sporocystenform erzeugt (daher d
obige Name) und hierin erinnert die Gruppe an die Eumycetozoen. Die Pl

---

[1] Wie aus dem Vergleich der Entwicklungsgeschichte der *Bursulla crystallina* mit *Guttulis rosea* Cienk. hervorgeht, haben beide Organismen keine nähere Verwandtschaft.

modienform ist entwickelter als bei den Vampyrelleen und mehr eumycetozoenartig. Wir dürfen auf Grund beider Momente in dieser Gruppe ein Uebergangsglied von den Monadinen zu den höheren Mycetozoen erblicken.

Gattung 1. *Myxastrum* Haeckel.

Die Plasmodien sind von actinophrysartiger Form, die Cysten kugelig. Sie erzeugen viele Sporen, deren Achse gegen das Centrum der Cyste gerichtet und deren Haut verkieselt ist. Bei der Keimung entschlüpft am Pole eine Amoebe. Meerbewohner.

1. *Myxastrum radians* Haeckel.[1])

Nach Haeckel's Untersuchungen, der den interessanten Organismus an der Küste der kanarischen Insel Lanzarote entdeckte, verläuft die Entwicklung folgendermaassen:

Aus der gestreckt ellipsoidischen, etwa 0,03 Millim. in der Länge, 0,015 Millim. in der Dicke messenden, mit Kieselhaut versehenen Spore schlüpft bei der Keimung aus einer polar entstehenden Oeffnung eine einzige Amoebe aus, welche zunächst abgerundete Form annimmt, um später Pseudopodien nach Actinophrysart zu entwickeln. Aus der Amoebenform entwickelt sich die Plasmodienform.

Das von Haeckel ausgeführte Experiment, dass die zur Zerreissung eines Plasmodiums mittelst der Nadel entstandenen Theilstücke sich vollkommen wie gewöhnliche Plasmodien verhalten (Pseudopodien entwickeln und sich ernähren) weist bestimmt darauf hin, dass die Plasmodien Fusionsprodukte von Amoeben sind. Ob daneben auch Amoeben durch blosse Nahrungsaufnahme, wie Haeckel behauptet, sich zu den grossen Plasmakörpern entwickeln können, scheint noch fraglich. Die Plasmodien erreichen eine solche Grösse, dass sie schon mit blossem Auge als grauweisse Pünktchen wahrnehmbar sind (0,5 im Maximum).

Zur Zeit der Fruchtbildung werden die Nahrungsreste ausgestossen und die Pseudopodien eingezogen; der Plasmakörper rundet sich zur Schleimkugel und scheidet eine Membran ab, die allmählich durch Anlagerung neuer Schichten vom Plasma her dicker wird. Durch Jod und Schwefelsäure wird sie nicht gebläut, beim längeren Liegen in Jod gelb, durch Essigsäure und Mineralsäuren scheinbar nicht verändert, dagegen mit Aetzkali zur Quellung und Auflösung gebracht. Schliesslich zerklüftet sich das Plasma in zahlreiche (etwa 50) Sporen, deren Längsachse, wie bereits erwähnt, radial gerichtet ist.

Als Nahrung dienen dem *Myxastrum* verschiedene Diatomeen, Peridinien und Nauplius-Formen kleiner Crustaceen.

Gattung 2. *Enteromyxa* Cienk.

Von der vorigen Gattung ist dieses Genus unterschieden durch die Plasmodienform. Dieselbe ist wurmartig oder verzweigt bis netzförmig und mit hyaloplasmatischen fingerförmigen Pseudopodien versehen. Im Gegensatz zu *Myxastrum* theilt sich das Plasmod vor der Fructification in mehrere bis viele Theile, deren jeder zu einer Cyste wird, die mehrere bis viele Sporen bildet.

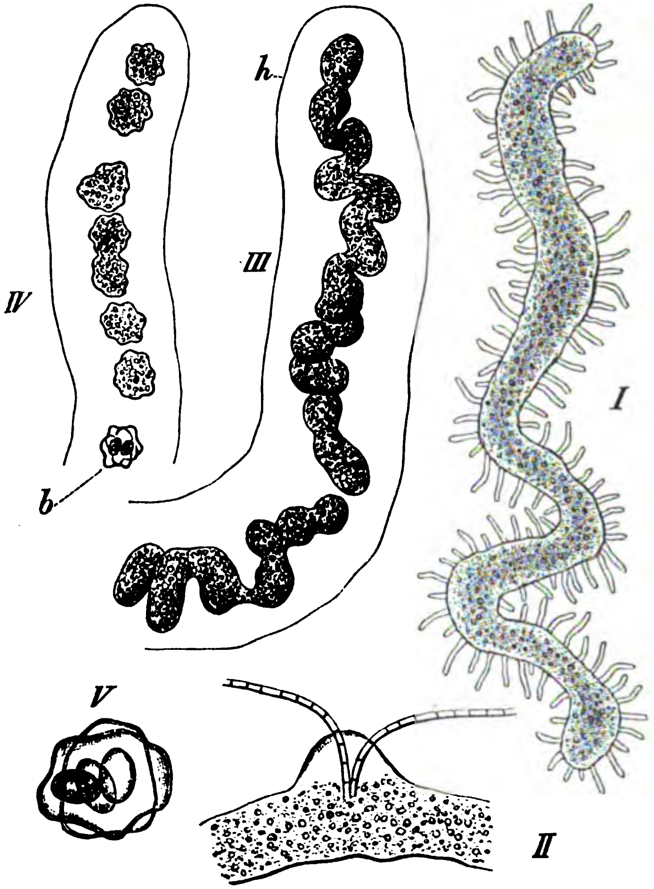
---

[1]) Studien über Monaden. pag. 30, Taf. II, Fig. 13—24.

1. *Enteromyxa paludosa* Cienkowski.

Dieses von Cienkowski entdeckte, höchst merkwürdige Mycetozoum lebt in Sümpfen und nährt sich von Schizophyceen, speciell Oscillarien, sowie von Bacillariaceen.1)

Von Entwicklungszuständen beobachtete der Autor das vegetative Stadium und Dauersporen bildende Cysten. Was zunächst den vegetativen Zustand betrifft, so bildet der Organismus relativ grosse (etwa ½—1 Millim. lange) plasmodienartige Plasmakörper von meist wurmartiger Gestalt (Fig. 42, I). Doch kommen auch verzweigte, und, wenn die Zweige anastomosiren, netzartige Formen vor, welche an die Plasmodien höherer Mycetozoen erinnern. In den ersten Stadien ihres Lebens senden die Plasmodien zahlreiche Pseudopodien aus (I), welche nur dem peripherischen Hyaloplasma entstammen und dementsprechend körnchenfrei erscheinen. Durch ihre fingerförmige Gestalt (Verzweigung nur selten auftretend), ihre grosse Zahl und dichte Stellung machen sie das Bild des Wurmes noch vollständiger. Sie ziehen in den Plasmaleib hinein *Oscillaria*-Fäden, die mit Einschluss der Zellwände schnell und vollständig verdaut werden, und bisweilen auch Bacillarien. Das aus jener Nahrung extrahirte Phycochrom bleibt zunächst



(B. 488.) Fig. 42.

Enteromyxa paludosa Cienk. I Wurmförmiges Plasmodium mit seinen fingerförmigen Pseudopodien. II Stück eines Plasmodiums, das mittelst einer Vorstülpung von Hyaloplasma eben einen Oscillarien-Faden zerknickt hat und in den Plasmakörper hineinzieht. III Beginn der Fructification. Das Plasmod hat nach Einziehung der Pseudopodien eine zarte Hülle h abgeschieden, innerhalb deren es sich zu einem schlauchförmigen Körper mit Einschnürungen contrahirt hat. IV Durch weiter vorschreitende Einschnürung sind rundliche schwach eckige isolirte Körper gebildet, welche anfangen, sich zu Sporocysten auszubilden; bei b ist bereits eine solche fertig. V Reife Sporocyste, stärker vergrössert. Die Membran ist unregelmässig stumpfeckig. Der Inhalt zu 3 Sporen ausgebildet. (Zum Theil nach Cienkowski's Originalzeichnungen, z. Th. nach dessen Präparaten gezeichnet.)

---

1) Folgende Darstellung nach Notizen, die mir Herr Prof. Cienkowski gütigst übersandte.

wohl erhalten und tingirt die Plasmodien mit schönem Blaugrün. Die verdaute Nahrung speichert sich in Formen zahlreicher kleinerer und grösserer Körner in dichter Lagerung im Plasma auf. Später werden die Pseudopodien eingezogen, aber auch jetzt noch dauert die Nahrungsaufnahme, vermittelt durch das bewegungsfähige, in stumpfen breiten Fortsätsen hervorstülpbare Hyaloplasma fort (II).

Hat das Plasmod genügende Nährstoffe aufgespeichert, so tritt es unter Verfärbung in den fructificativen Zustand ein.

Eingeleitet wird derselbe, ähnlich wie bei *Pseudopora* durch Abscheidung einer zarten Haut von Seiten des Hyaloplasma (III h); darauf folgt eine Contraktion des Körnerplasmas. Sie ist eine totale, aber in der Richtung der Längsachse des Plasmodiums weniger, als im Querdurchmesser hervortretende. Hierauf treten auf einzelne Stellen lokalisirte Contractionen ein, welche zum Effekt die Bildung von Einschnürungen im Plasma haben (III). Allmählich werden die Contractionen stärker, die Einschnürungen dementsprechend tiefer und jetzt stellt der ganze Körper ein System von Schleimklümpchen dar, die nur noch durch schmale Isthmen verbunden erscheinen (III). Wenn sie sich, wie das häufig der Fall, gegeneinander verschieben, so bekommt der Plasmakörper etwas Eingeweide-(ἔντερον) artiges. Daher der Name *Enteromyxa.* Im nächsten Stadium ziehen sich endlich die Schleimkügelchen soweit zusammen, dass sie rundliche Form annehmen und sich dabei vollständig von einander trennen (IV).

Jedes dieser Klümpchen entwickelt sich in der Folge zur einer Sporen erzeugenden Sporocyste. Zunächst werden die Klümpchen vieleckig nnd scheiden eine derbe Membran aus. Sodann contrahirt sich ihr Plasma an 2 oder mehreren Punkten, um 2 bis mehrere, selten viele Dauersporen zu bilden. Dieselben besitzen meist ellipsoidische oder bohnenförmige Gestalt und glatte Membran (sie messen etwa 12—18 mikr. in der Länge, 6—8 mikr. in der Breite). Gewöhnlich sind die Sporocysten isodiametrisch (V), hin und wieder länger als breit, von der verschiedensten Gestalt, bisweilen auch ganz unregelmässig, oft violett gefärbt. (Gewöhnlich messen die etwa isodiametrischen Cysten 24 bis 32 mikr. im Diameter). Die Frage nach der Keimung der Sporen, ob sie Schwärmer oder Amoeben entwickeln, ist noch unbeantwortet, ebensowenig die Entstehung der Plasmodien aus den primären Zuständen studirt worden.

II. Monadineae zoosporeae Cienk.

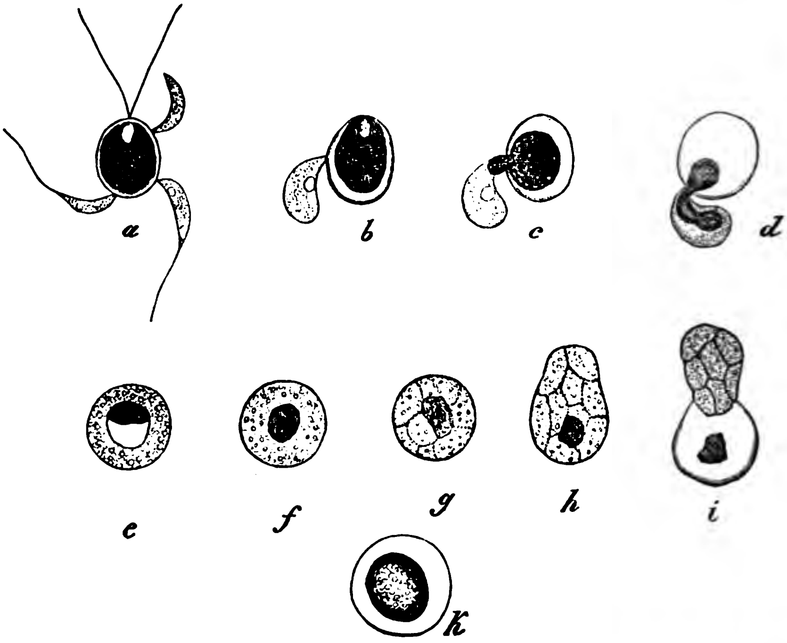
Von Entwicklungsstadien finden wir hier 1. das Zoosporenstadium, das Hauptcharacteristicum der ganzen Gruppe, 2. das Amoebenstadium, 3. das Plasmodienstadium, 4. die Fructification in zoosporiparen Zoocysten oder in Schwärmer-Soris, 5. die Fructification in Sporocysten oder in nackten Sporen.

Familie 1. Pseudosporeen.

Von der folgenden Familie, den Gymnococcaceen, weichen die Pseudosporeen im Wesentlichen nur in dem Punkte ab, dass die Dauersporen in Cysten entstehen. Alle Pseudosporeen nähren sich vom Inhalt grüner Algen oder Diatomeen, in deren Zellen sie einkriechen. Bei der Fructification werden die Ingesta in der Regel nicht ausgestossen.

Gattung 1. *Colpodella* Cienkowski.

Der Entwicklungskreis umfasst 1. die Schwärmerform, 2. die Zoocystenform und 3. die Dauersporencysten. Der Amoebenzustand scheint zu fehlen. Eigenthümlich ist die Art, wie die Schwärmer entleert werden: die zarte Innenhaut der Zoocyste stülpt sich nämlich bruchsackartig durch die äussere hindurch und die Schwärmer wandern in sie hinein, um später dieselbe zu durchbohren. Die Dauersporen entstehen innerhalb einer Cyste.



(B. 489.) Fig. 43.

Colpodella pugnax (nach Cienk. u. der Natur). a Zelle von *Chlamydomonas pulvisculus*, mit 3 Schwärmern besetzt. b *Chlamydomonas*-Zelle mit einem zur Nahrungsaufnahme sich anschickenden Schwärmer. c Der grüne Inhalt der Alge beginnt in den Körper des Schwärmers einzutreten. d Derselbe ist zum grössten Theil übergetreten. e f Der Schwärmer hat sich zur kugeligen Zoocyste umgewandelt. Im Innern sieht man den nunmehr braunen Chlorophyllballen. g Differenzirung des Cysten-Inhalts in Schwärmer. h i Befreiung der Schwärmer. k Dauersporen bildende Cyste. (Alle Figuren nach Cienkowski, stärker vergrössert.)

1. *Colpodella pugnax* Cienk.[1])

Die Zoospore besitzt nach Cienkowski einen sichelartig gekrümmten, an beiden Enden zugespitzten Plasmakörper, eine terminale Wimper, in deren Nähe der deutliche Zellkern liegt und eine contractile Vacuole. Sie setzt sich mit ihrem cilienlosen Ende an Algenzellen *(Chlamydomonas pulvisculus)* an, dringt mit demselben durch die Cellulose-Membran der letzteren hindurch und nimmt den gesammten Chlorophyllinhalt der Alge in ihren hierbei dicker werdenden Körper auf. Dann verlässt sie die entleerte Zelle, um hinwegzuschwärmen. Ihre Form ist jetzt die einer *Colpoda* (Infusoriumart) mit gekrümmter Spitze, die sie beim Schwärmen voranträgt. Oft besorgen mehrere *Colpodella*-Schwärmer das Ausplünderungsgeschäft. Einige Zeit nach der Aufnahme der Nahrung, die zu einem rundlichen Körper zusammengeballt wird, kommt die Zoospore zur Ruhe und rundet sich zur Kugel ab, die sich mit derber Membran umgiebt, während der von einer Vacuole umschlossene Nahrungsballen rothbraune Färbung annimmt. Indem ihr Plasma sich in Schwärmer zerklüftet, wird die Kugel zur Zoocyste.

---

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Monaden (Max Schultze's Archiv I).

Doch vollzieht sich der Austritt der Zoosporen auf einem andern Wege, als bei den *Pseudospora*-Arten. Die Cystenhaut platzt nämlich, und es stülpt sich bruchsackartig eine zarte Innenhaut hervor, in welche die Schwärmer einwandern. Nach Vergallertung derselben werden die Schwärmer in Freiheit gesetzt. Ausser den Zoocysten kennt man die Dauersporen erzeugenden Cysten. Sie bilden sich aus je einem Schwärmer, der Kugelform annimmt und sich mit Membran umgiebt. Innerhalb derselben erfolgt Contraction des Plasmas zu einer kugeligen oder ellipsoïdischen Dauerspore, neben der man den Nahrungsballen stets vermisst. Die Auskeimung derselben wurde noch nicht beobachtet.

Gattung 2. *Pseudospora* CIENK.

Im Gegensatz zu *Colpodella* ist hier das Amoebenstadium vorhanden, und zwar in *Actinophrys*-Form. Plasmodienbildung fehlend oder doch unbekannt. Die Bildung der Dauersporen erfolgt stets innerhalb einer einfachen Cystenhaut.

1. *Pseudospora aculeata* ZOPF.[1]

Vorliegender Endophyt ruft eine epidemische Krankheit der Oedogonien hervor, die sich äusserlich in einem Verbleichen ihrer Fäden kund giebt, was oft so weit geht, dass die Watten ganz weiss erscheinen. Die Entwicklung geht aus von relativ sehr kleinen (nur etwa 3—4 mikr. messenden) mit einer Cilie und einem kleinen Kern versehenen, beim Schwärmen kugeligen Zoosporen (Fig. 44, III s). Sie dringen in frische Oedogonienzellen ein, die Membran durchbohrend und an der Eindringstelle auftreibend und entwickeln sich hier zur Amoebenform, die durch Aufnahme von Chlorophyll und Plasma, Stärke etc. relativ beträchtliche Grösse erlangt (Fig. 44, I). Beim Uebergang derselben in den Zoocysten-Zustand rundet sich der Plasmakörper durch Einziehung der Pseudopodien ab, umgiebt sich mit zarter Membran und bildet durch Abscheidung wässriger Flüssigkeit im Centrum eine grosse Vacuole, in die hinein auch die unverdaulichen Ingestareste, wie gebräuntes Chloro-

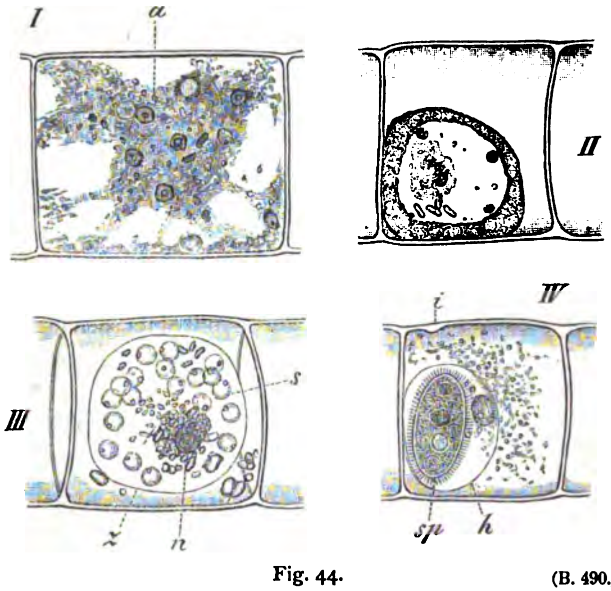


Fig. 44. (B. 490.)

Pseudospora aculeata ZOPF. I Zelle eines Oedogonium, mit dem Amoebenzustande des Parasiten. II eine ebensolche Zelle mit dem Zoocysten-Zustand. Das wandständige in der Zerklüftung zu Schwärmern begriffene Plasma umschliesst eine grosse Vacuole mit Nahrungsresten. III eine reife Zoocyste z mit bereits isolirten kugeligen Schwärmern s, n Nahrungsreste aus Chlorophyll und Stärke bestehend. IV Oedogoniumzelle mit einer Sporocyste. Innerhalb deren Membran liegt eine ellipsoidische mit stachliger Sculptur versehene Spore sp. Alle Fig. 540fach vergr.

---

[1] Die nähere Begründung der hier gemachten Angaben wird demnächst an anderer Stelle erfolgen.

phyll und Stärke, aus dem Plasma ausgeschieden werden (Fig. 44, II). Das wandständige Plasma bildet sich nun in Schwärmer um (III, s), deren Zahl meist nicht über 30 beträgt. Sie durchbohren bei der Reife die Cystenhaut an den verschiedensten Punkten.

Liegen die Cysten frei im Oedogonien-Lumen, so nehmen sie etwa Kugelform an; meist aber pflegen sie sich den Quer- und Seitenwandungen anzuschmiegen, und werden dadurch mehr oder minder abgeplattet, unregelmässig (Fig. 44, II). Sehr grosse füllen oft den Raum der Wirthszelle fast ganz aus.

Die Dauersporen-bildenden Cysten (Fig. 44, IV) entstehen auf dem nämlichen Wege wie die Zoocysten. Nur zieht sich das Plasma innerhalb der Cyste (IV h) seitlich zur ellipsoidischen Spore sp zusammen, die Ingesta-Reste nach der anderen Seite schiebend. Die Sporen sind gestreckt-ellipsoidisch, 2—3 mal so lang als breit (etwa 22—26 mikr. in der Länge, 12—13 mikr. in der Breite messend) mit eigenthümlicher Sculptur (feinen Stacheln) versehen und sich schwach bräunend. In ganz reifen Sporen erscheint das Reserveplasma in Form von polar gelagerten, stark lichtbrechenden Massen, im Centrum sind 1—2 Kerne nachweisbar. Keimung noch unbekannt. Der Parasit wurde bisher nur bei Halle (in stehenden Gewässern der Porphyrbrüche) aufgefunden in einem weitlumigen und kurzzelligen Oedogonium. Die Wirthszellen enthalten fast immer nur je 1 Individuum, höchstens 2.

2. *Pseudospora parasitica* Cienk.

Sie darf als eine der allergemeinsten Monadinen bezeichnet werden. Wie es scheint ausschliesslich an Zygnemeen gebunden, liebt sie insbesondere *Spirogyra*-Arten, deren Zellen sie oft in Menge abtödtet. Gewisse Entwicklungsstadien dieses Mycetozoums hielt Pringsheim[1]) für integrirende Glieder der Spirogyren-Entwicklung, bis Cienkowski[2]) einige Zeit darauf in exacter Weise nachwies, dass diese Anschauung auf einem Irrthum beruhe, insofern hier ein der Spirogyren-Entwicklung gänzlich fremder Organismus vorliege, der parasitische Lebensweise führe. Es geschah dies an der Hand einer genauen Entwicklungsgeschichte, die ich auf Grund eingehender eigener Untersuchungen für im Wesentlichen richtig halte.

Sie stellt sich folgendermaassen dar: die kugeligen oder ellipsoidischen, bei lebhaftem Schwärmen aber gestreckten, mit 1—2 langen Cilien und einer contractilen Vacuole versehenen (etwa 6—9 mikr. langen) Zoosporen[3]) dringen ins Innere der Spirogyrenzellen ein, die Membran derselben durchbohrend. Sie gehen darauf in den Amoebenzustand über, in den ersten Stadien noch die Cilie aufweisend (Fig. 1, C). Indem sie Plasma, Stärke und insbesondere Chlorophyll aufzehren, wachsen sie nach und nach zu relativ grossen, actinophrysartigen Amoeben heran (Fig. 45, A a b c). Die Stärke wird nicht verdaut (wenigstens bleibt die Form derselben wohl erhalten), wohl aber das Chlorophyll, das zu kleinen braunen Klümpchen verarbeitet wird (Fig. 9, I), die später zu einem grösseren Ballen zusammengelagert erscheinen (Fig. 9, II n). Bevor ler

---

[1]) Algologische Mittheilungen. Flora 1852.

[2]) Ueber die Pseudogonidien, in Pringsheim's Jahrbücher, Bd. I (1858), pag. 371 ff., Taf. 14, B, fig. I—VII. — Vergleiche auch: Cienkowski, Ueber meinen Beweis der Gener tio primaria in Melang. biolog. Tom. III, 1858, pag. 8 und Beiträge zur Kenntniss der Mona en in Max Schultze's Archiv I, pag. 203.

[3]) Von Pringsheim als zu *Spirogyra* gehörige »Pseudogonidien« bezeichnet.

Verdauungsprozess soweit vorgeschritten, ziehen die Amoeben ihre Pseudopodien ein, runden ihren Plasmakörper völlig ab zur Kugel oder (seltener) zum Ellipsoid, und umgeben sich mit zarter Membran (Fig. 9, I, II). Diese behäuteten Körper gehen nun in den Zoocystenzustand über, indem sich das Plasma von dem Nahrungsballen trennt (diesen meist zur Seite schiebend) und einen dicken Wandbelag bildend, der sich unmittelbar darauf in Schwärmer zerklüftet (Fig. 9, III). Die Zahl der letzteren schwankt je nach der sehr variirenden Grösse der Zoocysten. In grösseren Exemplaren derselben werden 30—50, in kleinen, nur wenige, bis 3 herunter, angelegt.

Jede einzelne bohrt sich gewöhnlich an einer anderen Stelle durch die Cystenhaut durch (Fig. 9, IV), gelangt in den Spirogyrenraum und nach Durchbohrung der Spirogyrenwand ins umgebende Wasser, um nach längerem oder kürzerem Umherschwärmen wieder in eine *Spirogyra* einzudringen und daselbst wiederum die Entwicklung bis zur Zoocyste durchzumachen.

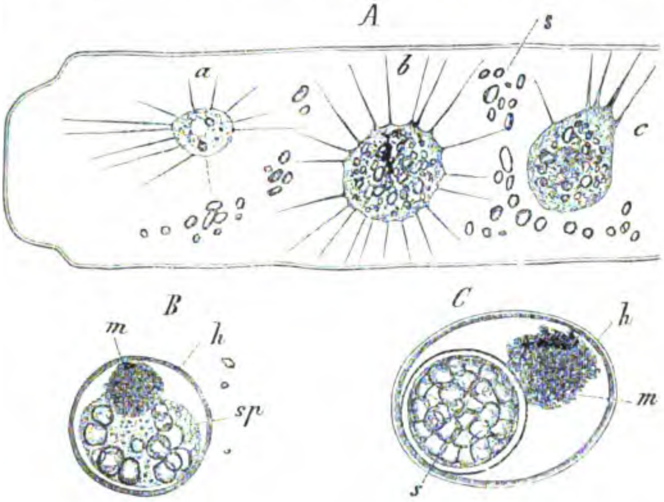


Fig. 45. (B. 491.)

Pseudospora parasitica Cienk. A Stück einer *Spirogyra*-Zelle mit 3 auf verschiedenen Entwicklungs-Stadien stehenden Amoeben; a noch jung mit wenigen Ingesten. b erwachsen, reich an Chlorophyll und Stärke, reiche Pseudopodienbildung. c noch älter mit eben dem Inhalt, bereits im Begriff ihren Plasmakörper durch Einziehung der Pseudopodien abzurunden. Die grossen Körner zwischen den 3 Amoeben sind Stärkekörner (s), welche die Parasiten nicht aufgezehrt haben. B kuglige Sporocyste, noch jung, denn ihr Plasma beginnt sich eben erst unter Ausstossung des aus verdautem Chlorophyll bestehenden braunen Nahrungsrestes m zur Sporenbildung zu contrahiren. Die stark lichtbrechenden Körner sind Reserveplasma. C Reife ellipsoidische Sporocyste, h Haut, m Nahrungsballen (gebräuntes Chlorophyll), s Dauerspore mit glänzenden fettartigen Reservestoffen. (Alle Figuren nach der Natur 900fach vergr.)

In frischen Algenkulturen setzt sich dieser Prozess eine Zeit lang fort, sodass mehrere bis viele Generationen von Zoocysten erzeugt werden. Schliesslich aber, wenn die Zahl der abgetödteten oder entleerten Spirogyrenzellen eine immer grössere wird und dieselben in Folge von Spaltpilz-Vegetation in Fäulniss gerathen, stellt sich die andere Form der Fructification, die Sporocystenbildung, ein (Fig. 45, B C):

Die Amoebe rundet sich zur Kugel oder zum Ellipsoid ab und erhält (im Gegensatz zur Zoocyste) eine relativ dicke, deutlich doppelt contourirte farblose Membran. Innerhalb dieser zieht sich das Plasma unter Ausscheidung und Beiseitedrängung der aus braunem Chlorophyll oder Stärke bestehenden Nahrungsreste zu einer rundlichen, später exact kugeligen (seltener ellipsoidischen) Spore zusammen (Fig. 45, B sp), die eine dicke, glatte, hyaline Membran erhält und im Innern reichlich glänzende Körner von Reserveplasma zeigt (Fig. 45, C s). Durch dieselben wird der anfangs auch ohne Färbungsmittel deutliche Kern gänzlich verdeckt. Die Grösse der ganzen Sporocyste ist sehr schwankend. Auch die Grösse der Spore wechselt innerhalb weiterer Grenzen.

3. *Pseudospora Bacillariacearum* ZOPF.

Diesem Parasiten gehören jene mit gelbem oder braunem Ingestaballen versehenen Kugelcysten zu, welche man nicht selten im Innern der Bacillarien findet. Sie kommen fast ausschliesslich in grösseren und weitlumigeren Arten, wie Synedren, Cocconemeen, Stauroneis Phoenicentron, Naviculen, Pinnularien etc. vor und üben auf diese Wirthe die nämlichen zerstörenden Wirkungen aus, wie andere Pseudosporeen. Diese Wirkungen sind erstens: Contraction und Verfärbung der Endochromplatten, von denen nur geringe braune Reste übrig bleiben, welche man schliesslich zu einer kleinen dunkelbraunen Masse im Innern der Cysten zusammengeballt findet; zweitens: Aufzehrung des Plasmas, des Zellkernes und der Fettmassen.

Von Entwicklungsgliedern fand ich die Schwärmerform, die Amoebenform und die schwärmerbildenden Zoocysten. Letztere, von Kugelgestalt (in schmäleren Bacillarien bisweilen von Ellipsoïd- oder Eiform), haben die wechselnde Grösse derer von *Pseudospora parasitica* (die grössten, die ich fand, massen 20 mikr.) und produciren je nach ihren Dimensionen 3—12, selten mehr Schwärmer, welche in Grösse, Form, Cilienzahl, denen der genannten Art gleichen und an verschiedenen Stellen der Zoocystenhaut ausschlüpfen. Die Zahl der Zoocysten schwankt, meist je nach der Grösse der Wirthsbacillarie, zwischen 1 und 15. Dauersporenfructification bisher unbekannt.

In Gräben bei Berlin beobachtet, wahrscheinlich überall zu finden, aber bisher übersehen.[1])

4. *Pseudospora maligna* ZOPF.

Sie zerstört die Protonemata wasser- und landbewohnender Moose z. B. der *Hypna*. Von Entwicklungsformen wurden bisher nur die Zoocysten beobachtet, welche kleine kugelige, nur wenige (wohl nur selten über 12) Schwärmer producirende Behälter darstellen und zu mehreren bis vielen in den Protonemen-Zellen gefunden werden. Die Schwärmer sind lebhaft amoeboïd, im Stadium lebhaften Schwärmens gestreckt, spindelförmig, etwa 7 mikr. messend und mit einer Cilie versehen. Schon in diesem Stadium erfolgt die Nahrungsaufnahme. Später geht der Schwärmer in den Amoebenzustand über, der den gewöhnlichen Charakter der *Pseudospora*-Amoeben trägt, die Inhaltstheile der Protonemata-Zellen, besonders Chlorophyllkörner, reichlich aufnimmt und letztere zu einem kleinen Ballen verarbeitet. Aus diesen Amoeben gehen dann nach bekanntem Modus wieder Zoocysten hervor. Die Dauersporenbildung bleibt noch zu ermitteln.[2])

Gattung 3. Protomonas.

Von den vorhergehenden Genera im wesentlichen nur durch die Bildung von Fusionsplasmodien unterschieden.

---

[1]) Wahrscheinlich hat auch schon FOCKE *Pseudospora Bacillariacearum* vor sich gehabt (Physiologische Studien. Heft II, pag. 43. Tab. VI, Fig. 24—30). Er hielt sie für Fortpflanzungszellen der Bacillarien. Mit PFITZERS *Cymbanche Fockei*, einer *Saprolegniacee*, hat meine *Pseudospora* selbstverständlich nichts zu thun. Man hüte sich übrigens *Ps. Bacillariacearum* zu verwechseln mit *Gymnococcus Fockei* ZOPF, einem gleichfalls in Bacillarien lebenden Mycetozoum.

[2]) Abbildungen und nähere Beschreibung werden an anderer Stelle folgen.

1. *Protomonas amyli* Cienk.

Sie hat ihre Heimath in stagnirenden Süssgewässern (Teichen, Sümpfen, Seen) und muss daselbst eine häufige Erscheinung sein. Auf indirektem Wege ist diese Behauptung leicht durch folgendes Experiment zu begründen: Lässt man beliebige, von genannten Localitäten stammende Algen (Cladophoren, Vaucherien, Spirogyren, Oedogonien, Charen, Nitellen etc.) einige Zeit unter Wasser faulen, und fügt man dann dem Infus stärkereiche Pflanzentheile, wie frische Kartoffelknollen, Bohnen, Getreidekörner etc. zu, so findet man nach 1—2 Wochen den Organismus in den Zellen dieser Substrate vor, wo er die Amylumkörner aufzuzehren beginnt. Stärke scheint seine Haupt- und Lieblingsnahrung zu sein, denn auch freie Amylumkörner werden, in jene Infusionen gebracht, schnell befallen.[1]) Aus dem Gesagten folgt zugleich, dass die *Protomonas* sowohl als Parasit, wie auch als Saprophyt existiren kann.

Der Entwicklungsgang ist durch die werthvollen Untersuchungen Cienkowski's[2]) — bis auf die Keimung der Dauersporen — klar dargelegt[3]).

Um die Zoospore als Ausgangspunkt zu nehmen, so ist dieselbe mit 2 polaren Cilien versehen, die so inserirt sind, dass entweder je eine an beiden Polen liegt oder beide zusammen stehen. Im Stadium lebhaftester Schwärmbewegung erscheint der Plasmakörper stark gestreckt, spindelig oder wurmförmig, sonst von sehr wechselnder, oft unregelmässiger Form.

Schon im Schwärmerzustand nimmt die *Protomonas* Nahrung auf und zwar sucht sie sich die kleinsten Stärkekörnchen aus, da für die Bewältigung grösserer Körner ihr Plasmakörper noch zu geringe Dimensionen besitzt (Fig. 46, II). Ist der Schwärmer auf das Doppelte oder Mehrfache der ursprünglichen Grösse gediehen, so geht er in das Amoeben-Stadium über, in welchem er befähigt ist, grössere Körner, oder kleinere in grösserer Anzahl aufzunehmen (Fig. 46, III IV). Gelegentlich werden diese Ingesta wieder ausgestossen, das Plasma erscheint dann ganz durchsichtig und lässt den Kern, sowie ein bis mehrere Vacuolen, die früher durch die Stärke meist verdeckt waren, nunmehr deutlich erkennen. Jüngere ingestenfreie Amoeben senden gewöhnlich lange dünne Pseudopodien aus (Actinophrysform); bei älteren mit Nahrung beladenen ist die Pseudopodienbildung nicht mehr besonders prägnant. Es werden nur hin und wieder von der Oberfläche relativ kurze Pseudopodien entsandt; schliesslich sinken sie zu bloss welligen Erhabenheiten herab und endlich tritt vollständige Abrundung und Hautbildung ein (Fig. 46, I a V). Das früher vacuolige Plasma sammelt sich in dickkörniger peripherischer Schicht an (V) und zerklüftet sich in Schwärmer (VI). So geht also aus einem Schwärmer eine

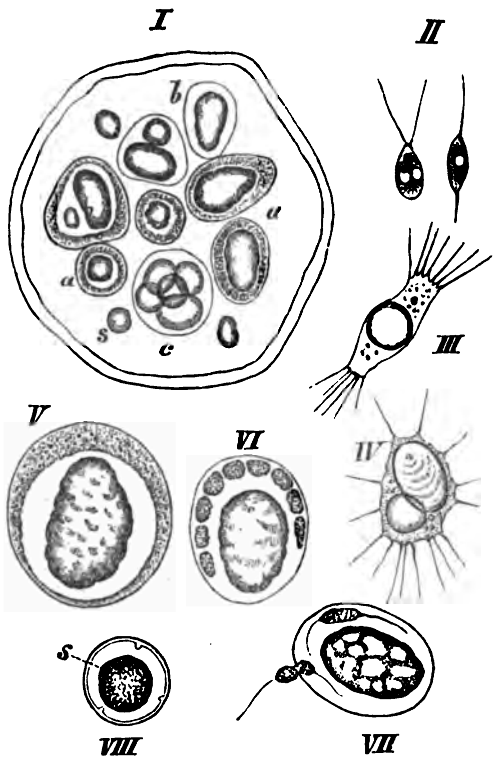
---

[1]) Betreffs der Züchtung sei bemerkt, dass es rathsam ist, die stärkekaltigen Substrate in geringer Menge in die Cultur einzuführen, da anders die Entwicklung der Protomonas infolge zu reicher Spaltpilzbildung leicht behindert oder selbst unterdrückt wird; Schalenstücke frischer Kartoffeln liefern das beste Substrat.

[2]) Zur Genesis eines einzelligen Organismus. Bulletin physico-mathématique de l'Academie de St. Petersbourg. Tome XIV. 1856. — Ueber meinen Beweis für die Generatio primaria, ebend. Tom. XVII, 1859. und Melanges biologiques Tom. II. — Beiträge zur Kenntniss der Monaden. Max Schultze's Archiv I, pag. 203. — Das Plasmodium; Pringsheim's Jahrbücher III, pag. 430. — Vergl. auch Regel, Bot. Zeitung 1856, No. 38 und 39, und Merklin, Bull. de la Soc. imp. de nat. de Moscou 1856, pag. 304 und 305. — Haeckel, Biologische Studien I, pag. 71. — Klein, Vampyrella, ihre Entwicklung und systematische Stellung. Botan. Centralbl. Bd. XI.

[3]) Ich habe die Beobachtungen grösstentheils nachgeprüft und kann sie bestätigen.

Zoocyste hervor. Ausserordentlich wechselnd ist sowohl Grösse als Form der Zoocysten: neben kugeligen ellipsoïdischen und birnartigen Formen (I a b) findet man tief eingeschnürte, keulige, glaskolbenförmige, verlängert schlauchförmige und oft ganz unregelmässige Formen, wenn auch diese alle nicht immer in derselben Cultur auftreten.



(B. 492.) Fig. 46.

Protomonas amyli Cienk. etwa 600fach. I eine vom Parasiten befallene Zelle aus einer Kartoffelknolle. Die Membran der Zelle ist stark gequollen. In ihrem Innern sieht man 8 Zoocysten von verschiedener Grösse und verschiedener Form, welche 1 bis mehrere Stärkekörner umschliessen. Die mit b und c bezeichneten Zoocysten haben ihre Schwärmer bereits entlassen, die mit a bezeichneten weisen einen noch nicht in Schwärmer zerklüfteten plasmatischen Wandbelag auf. s isolirte Stärkekörnchen. II zweicilige Schwärmer, der eine mit 1, der andere mit 2 sehr kleinen Stärkekörnchen. III Amoebenzustand mit einem grösseren Stärkekorn. Das dunkle rundliche Körperchen ist der Kern. IV Amoebe mit 2 Stärkekörnern. V Zoocyste mit wandständigem, noch nicht in Zoosporen zerklüftetem Plasma. VI Zoocyste, deren Plasma bereits in Schwärmer getheilt ist (wie vorige Fig. im opt. Durchschn.). VII theilweis bereits entleerte Zoocyste mit 2 Schwärmern, von denen der eine eben im Ausschlüpfen begriffen ist. VIII kugelige Sporocyste mit kugeliger Spore, die Sporocystenhaut mit wärzchenartigen Vorsprüngen. (Nach der Natur.)

Es giebt aber noch eine andere Entstehungsweise des Sporangiums. Wie Cienkowski nachwies, können sich nämlich an ein grösseres Stärkekorn mehrere Schwärmer ansetzen und, nachdem sie ihre Cilie eingezogen, mithin ins Amoebenstadium eingetreten sind, an der Oberfläche des Kornes verschmelzen zu einer geschlossenen Plasmaschicht, einem Plasmodium, wie Cienkowski es mit Recht nennt. Dasselbe stellt anfangs eine nur zarte Hülle um das Stärkekorn dar, die aber in dem Maasse, als sie sich von den Bestandtheilen des Stärkekorns nährt, allmählich an Dicke gewinnt (dabei bildet sie sich oft einseitig aus). Was dieses Plasmodium besonders charakterisirt, das ist der Mangel jeder Pseudopodienbildung und damit der activen Bewegung. Später umgiebt sich das Plasmodium mit Membran und zerklüftet sich in mehr oder minder zahlreiche Schwärmer, die in der bekannten Weise das Weite suchen, nämlich an verschiedenen Stellen der Membran Löcher bohren und sich durch dieselben hindurchzwängen. Unter gewissen, nicht näher ermittelten Bedingungen tritt der interessante Fall ein, dass das Plasma der Sporocyste bevor die Schwärmerbildung eintritt, in Form einer einzigen grossen Amoebe (oder eines Plasmodiums) auskriecht. Es zeigt ausgesprochene Pseudopodienbildung, infolge dessen stark amoeboïde Bewegungen, mitunter selbst die Tendenz lange feine Fäden zu bilden, welche hie und da in ihrem Verlauf spindelförmige oder unregelmässige Ansammlungen des Plasma zeigen. Alle diese Momente erinnern lebhaft an die Plasmodienbildung der höheren Mycetozoen.

Endlich hat Cienkowski auch noch die **Dauersporen bildenden Cysten** gefunden, die ich gleichfalls fast in jeder meiner Culturen erhielt. Ihr Entwicklungsgang entspricht zunächst genau dem der Zoocysten, nur dass schliesslich das sonst zur Zoosporenbildung zu verwendende Plasma sich zu einem kugeligen oder länglichen mit dicker Membran sich umgebenden Körper contrahirt, in welchem Reserveplasma in Form dicht gelagerter Körner aufgespeichert liegt. Auch die Cystenwand verdickt sich, erhält warzenartig nach innen ragende, meist höckerige Vorsprünge (Fig. 46, VIII u. Fig. 11, II) und bräunt sich schliesslich. Zwischen Dauerspore und Cystenmembran liegen bisweilen ausgestossene Stärkereste. Wie die Sporen sich bei der Keimung verhalten bleibt noch zu ermitteln.

Dass die *Protomonas amyli* wirklich von der aufgenommenen Stärke zehrt, lässt sich dadurch nachweisen, dass an den Stärkekörnern meist allseitige starke Corrosion auftritt, die schliesslich bis zum Schwinden des Kornes führen kann; doch werden in den meisten Fällen nur die peripherischen Schichten des Kornes gelöst, offenbar in Folge der Abscheidung eines Ferments.

2. *Protomonas Spirogyrae* Borzi[1]).

Ist nach seinem ganzen Entwicklungsgange, sowie nach dem Charakter der einzelnen Zustände und endlich auch nach seinem biologischen Verhalten eine typische Pseudosporee, die sich am nächsten an *Protomonas amyli* anschliesst.

Sie lebt wie *Pseudospora parasitica* Cienk. vom Inhalte gewisser **Zygnemeen** (z. B. *Spirogyra crassa* und *Zygnema cruciatum)*. Die kleinen einciligen birnförmigen Schwärmer (Fig. 47, A) gehen in die Form von Amoeben (B) über, welche sich von denen der *Protomonas amyli* dadurch unterscheiden, dass sie nach Borzi nur schwache Entwicklung meist stumpfer Pseudopodien, also nicht Actinophrysform zeigen. Durch Verschmelzung von zwei oder mehreren Amoeben (Fig. 47, C D) werden kleine, durch den Mangel der Pseudopodien ausgezeichnete Plasmodien gebildet (E). Doch können auch die Amoeben ohne Verschmelzung, durch blosse Nahrungsaufnahme zur Grösse der Plasmodien gelangen. Amoeben wie Plasmodien nähren sich von Chlorophyll und Stärke der Wirthspflanzen und verwandeln die Chlorophyllmasse in bräunliche Ballen, die entweder ausgestossen werden zur Zeit der Fructification, oder im Plasmakörper eingebettet bleiben (G n). Nachdem das Plasma sich abgerundet und mit zarter Membran umgeben hat, zieht es sich nach einer Seite zusammen, den Nahrungsballen nach der andern Seite drängend. Dann zerklüftet sich das Plasma in 2 bis 20 Schwärmer-

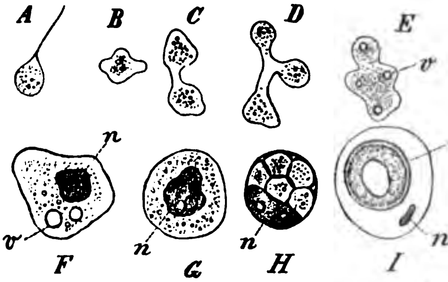


Fig. 47. (B. 493.)

Protomonas (Protochytrium) Spirogyrae Borzi. A Schwärmer-, B Amoeben-Zustand, C zwei Amoeben in Fusion begriffen, D drei Amoeben fusionirend. E Ein aus 4 Amoeben entstandenes Plasmod; jede der 4 Vacuolen (v) einer ursprünglichen Amoebe entsprechend. F Plasmod oder grössere Amoebe mit seinem aus gebräuntem Chlorophyll bestehenden Nahrungsballen n, und 2 Vacuolen. G Junge Zoocyste mit dem centralen Nahrungsballen (n), letzterer noch grün, Plasma noch nicht in Schwärmer zerfallen. H Eine etwas weiter entwickelte Zoocyste, der Nahrungsballen n zur Seite gedrängt, das Plasma in wenige Schwärmer umgebildet. I Sporocyste. s Dauerspore mit einem centralen Tropfen von Reserveplasma. n Nahrungsrückstand. (Alle Fig. nach Borzi, 350fach.)

---

[1]) *Protochytrium Spirogyrae.* (Nuov. Giorn. bot. italiano Vol. XVI, 1884, No. 1, pag. 5.)

So entsteht die Schwärmer-bildende Zoocyste (H), deren Zoosporen nach Borzi durch Vergallertung der Cystenhaut frei werden.

Borzi fand auch die Sporocystenform auf (Fig. 47, I). Sie stimmt mit der von *Pseudospora parasitica* und *Protomonas amyli* überein, insofern innerhalb der einfachen etwa 30—40 mikr. weiten Cystenhaut das Plasma sich zur kugeligen oder ellipsoidischen glatten 15—25 mikr. dicken Spore (Is) contrahirt; letztere zeigt im Innern einen grösseren ellipsoidischen Körper (Reserveplasma). Der Sporocystenhaut fehlen im Gegensatz zu *Protomonas amyli* localisirte Verdickungen. Die von Borzi beobachtete Keimungsart der Dauersporen wurde bereits auf Seite 57 besprochen und abgebildet. Das Eindringen der Zoosporen in die Wirthspflanzen erfolgt in der Weise, dass sie sich nach Verlust der Cilien an die Membran der Wirthszelle anschmiegen, sie an einer eng umschriebenen Stelle auflösen und durch die so entstandene Oeffnung ins Innere einschlüpfen.

3. *Protomonas Huxleyi* Haeckel.

Wurde von Haeckel[1]) an pelagischen Diatomeen (Rhizosolenien) der Nordsee bei Bergen aufgefunden. Ihre Biologie ist noch unerforscht. Auch die morphologischen Verhältnisse bedürfen noch genauerer Untersuchung. Nach Haeckel's (z. Th. wohl noch zu prüfenden) Angaben bildet *Pr. Huxleyi* kugelige (etwa 0,03 Millim. im Diam. haltende) Zoocysten. Ihr aus feinkörnigem farblosen Plasma bestehender Inhalt zerfällt in eine grosse Anzahl kleiner (etwa 0,008 Millim. messender) Portionen, die zu einciligen birnförmigen Schwärmern werden. Auf welche Weise letztere aus der ziemlich derben Cystenhaut entleert werden, ist noch unbekannt. Im Wassertropfen des Objectträgers cultivirt gingen sie in den amoeboiden Zustand über, in welchem sie sich wahrscheinlich theilen und schliesslich actinophrysartige Gestalt annehmen. Ueber etwaige Plasmodienbildung fehlen noch Untersuchungen, ebenso über die Dauersporenbildung.

Gattung 4. *Diplophysalis* Zopf.

Das durchgreifendste Merkmal gegenüber den voraufgehenden Genera liegt in der Beschaffenheit der Sporocysten, insofern dieselben ausgestattet sind mit einer doppelten Cystenhaut: einer äusseren, primären, glatten und einer inneren secundären, mit oder ohne Skulptur versehenen. Plasmodienbildung fehlend oder doch unbekannt.

1. *D. stagnalis* Zopf.

Sie befällt, wie es scheint ausschliesslich, die vegetativen Organe der Armleuchtergewächse (Characeen). Besonders häufig beobachtete ich sie in den Schläuchen von *Nitella mucronata*, *N. flexilis* und *Chara fragilis*, wo sie das ganze Jahr hindurch, auch im Winter unter der Eisdecke haust und oft in jeder Zelle in einer Unzahl von Individuen angetroffen wird. Schon äusserlich macht sich die Krankheit bemerkbar durch eine Entfärbung der befallenen Theile oder ganzer Rasen resp. durch eine Verfärbung ins matt Orangegelbe. Unter de Mikroskop gewahrt man in den Schläuchen zahlreiche kleine Körperchen, vo mehr oder minder intensiv orangener, rothbrauner oder sepiabrauner Färbun Sie stellen die Zoocysten dar und besitzen meist sphärische, bisweilen ellipsoidische oder eiförmige Gestalt. Im unreifen Zustande ist ihr von hyaline Membran umhüllter Plasmakörper durchsetzt mit feineren oder gröberen orange bis sepiafarbenen Partikelchen oder Klümpchen und (im Herbst und Winter, w die Wirthspflanzen Reservestärke aufgespeichert) auch mit Stärkekörnchen, oder von diesen allein. Sehr bald zieht sich nun das Plasma nach einer Seite hin zu einem meist meniskenförmigen Wandbelag zusammen und schiebt damit jene Nahrungsreste nach der anderen Seite; sodann zerklüftet es sich in eine Anzahl von Schwärmern, die je nach der Grösse der Cysten schwankt, im Minimum etwa 3, im Maximum 50, im Durchschnitt etwa 30 beträgt. Sie durchbohren an den verschiedensten Stellen die Zoocystenmembran und schwärmen nun in den Wirthszellen umher. Wenn Dutzende von Zoocysten sich gleichzeitig entleeren, so wimmelt es in den Zellen von Schwärmern. Letztere sind mit 1—2 Cilien versehen, lebhaft amoeboid, beim Schwärmen gestreckt spindelförmige Gestalt annehmend. Unter gewissen Bedingungen gehen sie lebhafte Zweitheilung ein. Sie können die Wirthszelle verlassen und in andere Nährzellen eindringen.

---

[1]) Biologische Studien. Heft I, pag. 169. Taf. VI, Fig. 5—8.

Die Amoeben, zu denen sich die Schwärmer in der Folge umwandeln, treiben lange feine Pseudopodien, welche die Stärkekörner und Chlorophyllkörner umspinnen, sie in Orange verfärben und in ihren Plasmakörper hineinziehen, wo sie zu später rothbraun oder chocoladenfarbigen Ballen oder Körnchen verarbeitet werden. Haben die Amoeben genügende Nahrung aufgenommen, so gehen sie wiederum in den Zustand der Zoocysten über.

Schliesslich erfolgt Sporocysten-Bildung (Fig. 11, V). Innerhalb der Cystenhaut (pr) contrahirt sich das Plasma unter Ausscheidung der Nahrungsrückstände (Stärkekörner, Chlorophyll) zu einem mehr oder minder regelmässig-morgensternförmig configurirten Körper, welcher eine entsprechend geformte Membran abscheidet, die secundäre Cystenhaut (Fig. 11, V s). Innerhalb dieser tritt eine nochmalige Contraction auf, welche zur Bildung der ellipsoidischen oder kugeligen Spore (sp) führt. Die glatte derbe Membran derselben, welche, wie die secundäre Cystenhaut, meist bräunliche Tinction erhält, umschliesst einen reich mit Reserveplasma durchsetzten Inhalt. Das Reservematerial, zunächst in mehreren stark lichtbrechenden Tropfen vorhanden, fliesst schliesslich zu einem grossen Körper zusammen, der den Kern stets verdeckt. (Bezüglich der Keimungsart sei auf die folgende Species verwiesen.)[1]

2. *Diplophysalis Nitellarum* Cienk.

Wurde von mir in *Nitella flexilis* und *mucronata*, sowie in mehreren *Chara*-Arten beobachtet, oft in Gemeinschaft von voriger Art, mit der sie nicht verwechselt werden darf. Entwicklungsgeschichtlich und biologisch stimmt sie mit *D. stagnalis* im Ganzen völlig überein, und unterscheidet sich nur durch die Beschaffenheit ihrer Sporocysten (Fig. 24, II—VII). Deren secundäre Haut besitzt nämlich nicht die morgensternförmige Configuration der vorigen Species, sondern erscheint glatt oder nur schwach und stumpf eckig und von der Seite her zusammengedrückt (Fig. 24, II) (von oben kugelig), was mit dem Drucke zusammenhängt, den der Nahrungsballen (n) ausübt. Zur Winterszeit enthält derselbe vorwiegend Stärkemassen, im Sommer braungefärbte Chlorophyllreste mit Stärke gemischt. Die Haut der kugeligen Dauerspore ist glatt und farblos. Im Innern gewahrt man eine grosse centrale Masse von Reserveplasma, und ausserdem meist einen peripherischen Belag bildende Körner derselben Substanz. Die Keimungsart der Dauerspore wurde im morphologischen Theile (pag. 54) geschildert.

---

[1] Eine nähere Charakteristik dieser Species folgt in meiner Schrift: Zur Kenntniss der niederen Pilzthiere.

3. *D. Volvocis* Cienk.[1]).

Parasitirt in *Volvox globator*. Die kugeligen oder eiförmigen etwa 20 mikr-langen mit deutlichem Nucleus und monopolaren Cilien versehenen Zoosporen gehen allmählich in den Amoebenzustand über, die Cilien zunächst noch beibehaltend. Die Amoebe hat spitze, nicht zahlreiche Fortsätze, einen deutlichen grossen Nucleus und contractile Vacuolen. Sie bohrt sich in die *Volvox*-Colonie ein und verschlingt deren einzelne Zellen oder ganze junge Colonien. Hat sich der Parasit einmal eingestellt, so richtet er in wenigen Tagen die zahlreichen *Volvox*-Pflanzen der Cultur zu Grunde. Von fructificativen Zuständen hat Cienkowski nur die Sporocysten nachgewiesen; ihre äussere Haut ist zart, ihre innere derb, doppelt contourirt, kugelig, sculpturlos, ca. 26 mikr. messend. Zwischen ihr und der ca. 5 mikr. messenden rundlichen Spore liegen die Nahrungsreste.[2])

Fam. 2. Gymnococcaceen Zopf.

Von den Pseudosporeen sind sie in der Hauptsache dadurch wesentlich verschieden, dass ihre Dauersporen frei, also nicht innerhalb einer Cystenhaut entstehen; von den Plasmodiophoreen dadurch, dass diese Sporenfructification nicht in Form von Soris erfolgt. Bei der Fructification werden die Nahrungsrückstände stets ausgestossen.

Gattung I. *Gymnococcus* Z.

Unterscheidet sich von der folgenden Gattung (*Aphelidium*) dadurch, dass die Zoosporen innerhalb einer Zoocyste, und nicht als freie Sori entstehen. Parasiten in grünen Algen und Diatomeen.

1. *G. Fockei* Zopf.

Lebt in verschiedenen Diatomeen (Synedren, Pinnularien, *Stauroneis Phoenicentron*, Cocconemen, Surirellen, Gomphonemen etc.), deren Endochrom aufzehrend. Aus den im Schwärmerzustande etwa spindeligen, mit zwei Cilien versehenen, etwa 9 mikr. messenden Zoosporen entwickeln sich grosse, die Endochromplatten aufzehrende, unregelmässige Amoeben, die sich später in kleinere theilen und das verdaute Endochrom in Form von braunen Körnern ausstossen. Hierauf gehen sie in bekannter Weise zur Bildung von Zoocysten über, welche etwa 3—12 Schwärmer entwickeln. Solche Cystenzustände wurden bereits von Focke beobachtet, aber irrthümlicher Weise für Fortpflanzungsorgane der Diatomeen selbst gehalten[3]). Ausserdem wurden von mir Dauersporen beobachtet, mit eckiger derber farbloser Membran, 7—10,5 mikr. im Durchmesser und einem grossen Tropfen von Reserveplasma. Sie treten gewöhnlich zu mehreren auf. Ihre Auskeimung bleibt noch zu beobachten.

2. *G. perniciosus* Zopf.

Lebt in *Cladophora*-Zellen. Seine Schwärmer entwickeln sich zu grossen Amoeben, welche ein feines, den Inhalt der Wirthszelle durchsetzendes Schleimnetz bilden. Das Chlorophyll wird in braune Klümpchen verwandelt, die sammt der Stärke bei der Fructification ausgestossen werden. Ausser den ellipsoidischen schwärmerbildenden Zoocysten fand ich die Dauersporen. Sie sind kugelig bis ipsoidisch, farblos, ohne Skulptur und reich an Körnern von Reserveplasma, schliesslich zu einem grossen excentrischen Tropfen zusammenfliessen.[1])

---

[1]) Beiträge zur Kenntniss der Monaden. Max Schultze's Archiv, I, pag. 213.

[2]) Ebenda, pag. 214.

[3]) Physiologische Studien. Bd. 2.

3. *G. spermophilus* Zopf.

Nährte sich vom Inhalt der Sporen einer blaugrünen Alge *(Cylindrospermum)* d bildete innerhalb derselben ellipsoidische Dauersporen mit glatter, derber, bloser Membran, die bei der Keimung zu Zoocysten werden.

Der Chlorophyllinhalt der Wirthszellen wird in rothbraune Klümpchen verndelt.

Gattung 2. *Aphelidium* Zopf.

Weicht von *Gymnococcus* hauptsächlich darin ab, dass die Schwärmer nicht nerhalb einer Cystenhaut, ndern als freie Sori ent-ehen.

1. *Aphelidium deformans* Zopf.[2])

Es bewohnt die vege-tiven Zellen von Coleo-haeten *(C. soluta* oder *C. irregularis)*. Seine para-itischen Wirkungen äussern ich in einer mehr oder minder starken Hypertrophie der Wirthszellen, verbunden mit mehr oder minder auffälligen Gestaltveränderungen derselben, sowie Verdickung und Faltung der Membran (Gallenbildung); überdies wird der Zellinhalt vollständig aufgezehrt und bis auf kleine braune Ballen und Stärkekörner verdaut.

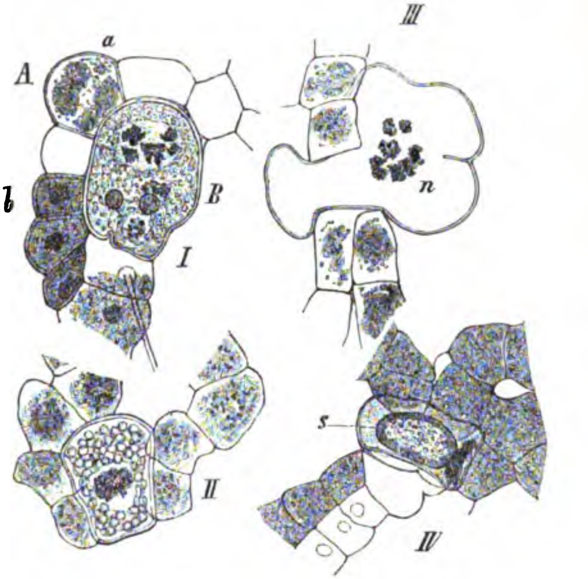


Fig. 48. (B. 494.)

Aphelidium deformans Zopf. I Stück eines Thallus von *Coleochaete soluta* (?) A eine junge Galle mit der bei a angedeuteten jungen Amoebe. b normale Coleochaetenzellen. B eine entwickelte Galle. Die Membran der Zelle ist dick, an einer Stelle gefaltet. Das Innere ist ganz ausgefüllt von dem Parasitenplasma. Die dunklen z. Th. in Vacuolen liegenden Klümpchen und Körner sind braune Chlorophyllreste. II Stück eines Coleochaeten-Thallus mit einer entwickelten Galle. Das Parasitenplasma hat sich in eine grosse Anzahl von kugligen Schwärmern zerklüftet. III Eine eigenthümlich-unregelmässige Galle, aus der die Schwärmer ausgeschlüpft sind, n Nahrungsballen. IV Stück eines Coleochaeten-Thallus mit einer nicht stark entwickelten Galle, welche im Innern die Dauerspore (s) des Parasiten und daneben Nahrungsreste zeigt. (Alle Fig. ca. 50fach vergr.)

Der Entwicklungsgang ist folgender. Die winzige, kugelige, eincilige, 2 bis 3 mikr. messende Schwärmspore dringt durch die Membran der Wirthszelle und entwickelt sich daselbst zu einer Amoebe, die den Chlorophor, das Plasma und den Kern aufnimmt und in Folge dessen bald der Raum, der sich unterdess vergrössernden Wirthszelle ausfüllt (Fig. 48, I B). Das Chlorophyll wird zusammengeballt in Klümpchen, die allmählich gebräunt und in Vacuolen abgeschieden werden. Hierauf zerklüftet sich das Plasma, ohne vorher eine Haut abzuscheiden, in eine grosse Anzahl jener winzigen Zoosporen, bildet also einen Schwärmer-Sorus (Fig. 48, II).

---

[1]) Abbildungen werden an anderen Orten gegeben.

[2]) Die ausführliche Mittheilung über dieses interessante Object soll an anderer Stelle erfolgen.

Ausserdem fand ich die Dauersporen auf (Fig. 48, IV s). Sie entstehen, indem das von der Amoebe gebildete Plasma nach seitlicher Abscheidung der Nahrungsreste sich abrundet zu einem einzigen kugeligen, eiförmigen oder bohnenförmigen, ca. 12—30 mikr. langen Körper, der sich mit dicker brauner Membran umgiebt. Seine Keimung ist noch unbekannt.

Gattung 3. *Pseudosporidium* Z.

Pseudosporidium Brassianum Zopf.

Von Brass in Aufgüssen von Pflanzentheilen gefunden und näher untersucht[1]), auch von mir mehrfach in Algenkulturen angetroffen. Aus dem ein- oder zweiciligen Schwärmer entwickelt sich eine relativ grosse, mit wenigen meist stumpfen Pseudopodien versehene, gewöhnlich limaxförmige Amoebe (Fig. 3, I), die sich von Algenschwärmern, Bacterien u. dergl. nährt und unter ungünstigen Ernährungsbedingungen (Nahrungs-, Sauerstoffmangel etc.) Hypnocysten-Bildung eingehen können, in Form kugeliger, mit einfacher Haut versehener Körper (Mikrocysten), aus denen unter geeigneten Verhältnissen wiederum je eine Amoebe ausschlüpft. Schwärmer erzeugende Zoocysten, wie wir sie bei *Gymnococcus* vorfinden, scheinen hier zu fehlen. Dagegen ist die Fructification in nackten Dauersporen bekannt (Fig. 24, VIII). Dieselben erscheinen kugelig, farblos, mit einfacher, bisweilen auch doppelter dicker Haut, die an einer eng umschriebenen Stelle perforirt und mit einem Deckelchen versehen ist. Bei den von Brass näher untersuchten eigenthümlichen Keimungsvorgängen — im morphologischen Theile (pag. 56) näher charakterisirt und abgebildet — werden zahlreiche kleine Zoosporen erzeugt (Fig. 24, XIV a), welche an jener bedeckelten Stelle ausschlüpfen.

Gattung 4. *Protomyxa* Haeckel.[2])

Die Gattung *Protomyxa* ist vor allen anderen Zoosporen bildenden Monadinen ausgezeichnet durch ihren entwickelteren Plasmodienzustand. Er stellt nämlich ein relativ grosses, mit reicher Pseudopodienentwicklung, Verästelung und Netzbildung versehenes Gebilde dar, aus welchem schliesslich je eine Zoocyste entsteht mit sehr zahlreichen einciligen Schwärmern. Die Dauersporenform ist noch aufzufinden.

1. *Protomyxa aurantiaca* Haeckel.

Als Hauptnahrung dienen dieser eigenthümlichen, von Haeckel[3]) an der Küste der Canarischen Inseln (Lanzarote) auf Schalen von Seethieren *(Spirula Peronii)* entdeckten Art Bacillarien und Peridinien. Von fructificativen Stadien beobachtete Haeckel die Zoocysten. Dieselben erscheinen kugelig und sind mit orangefarbenen, feinkörnigen, von gröberen stark lichtbrechenden, rothen Körpern durchsetztem Plasmainhalt und mit relativ dicker, geschichteter, glasheller Membran versehen. Ihr Durchmesser betrug 0,12—0,2 Millim. Nachdem sich das Plasma etwas von der Wandung zurückgezogen, zerfällt es in einige hundert Schwärmer, die birnförmige Gestalt und eine dicke Cilie erhalten. Sie gehen in den Amoebenzustand über und können in diesem zu Plasmodien verschmelzen. Letztere erlangen unter Umständen relativ beträchtliche Grösse (0,5—1 Millim. im Diam.) und sind dann schon dem blossen Auge als orangerothe kleine Flecke wahrnehmbar. Ihre Pseudopodien können sich vielfach verzweigen und mit einander anastomosiren, sodass das Ganze netzartige Configuration zeigt. Man erhält in diesem Falle ein Bild, wie es ganz ähnlich die Plasmodien der höheren Mycetozoen darbieten. Amoeben und Plasmodien ziehen in den Plasmakörper Diatomeen und Peridinien hinein, um sie auszusaugen. Zerschneidet man grössere Plasmodien in Stücke, so bilden sich letztere zu selbstständigen Plasmodien aus. Unter Einziehung der Pseudopodien runden sich die Plasmodien schliesslich zu Kugeln ab, welche wiederum zu Zoocysten werden.

---

[1]) Brass, Biologische Studien. Heft I, pag. 70 ff., Taf. II, Taf. III.

[2]) πρωτόμυξα = Urschleim.

[3]) Biologische Studien. pag. 11, Taf. I, Fig. 1—12.

Fam. 3. Plasmodiophoreen.

Ihre Repräsentanten schmarotzen in phanerogamischen Land- und Süsswasserpflanzen, auf das Gewebe derselben hypertrophirende, zu auffälligen Geschwulstbildungen führende Wirkungen äussernd. Von vegetativen Zuständen besitzen sie die Schwärmer-, Amoeben- und Plasmodienform. Die Sporenfructification erfolgt in Soris; Zoocystenbildung fehlt.

Gattung 1. *Plasmodiophora* Wor.

1. *Plasmodiophora Brassicae* Woronin.

Sie siedelt sich an in den Wurzeln gewisser Cruciferen und zwar insbesondere der verschiedensten Kohlarten *(Brassica)*, (minder häufig der *Iberis umbellata* und der *Levkoje)* und ruft die sogenannte Hernie-Krankheit (auch Kohlkropf genannt) hervor, die sowohl in allen Ländern Europas, als auch aus Amerika bekannt ist und dem Kohlbau unter Umständen erheblichen Schaden zufügen kann, wie z. B. aus der Woronin'schen Angabe hervorgeht, dass im Jahre 1869 in Russland fast die Hälfte der gesammten, daselbst bedeutenden Kohlernte vernichtet wurde. Die Symptome dieser Krankheit äussern sich in sehr auffälliger Weise, denn es treten an den unterirdischen Theilen sehr unregelmässige und meist unförmliche Anschwellungen auf, die an der Pfahlwurzel bisweilen Faustgrösse erlangen, an den Seitenwurzeln meist entsprechend kleiner ausfallen (Fig. 49, E). Infolge dieser Wucherungen gelangen die Kohlköpfe entweder gar nicht oder doch nur mangelhaft zur Ausbildung.

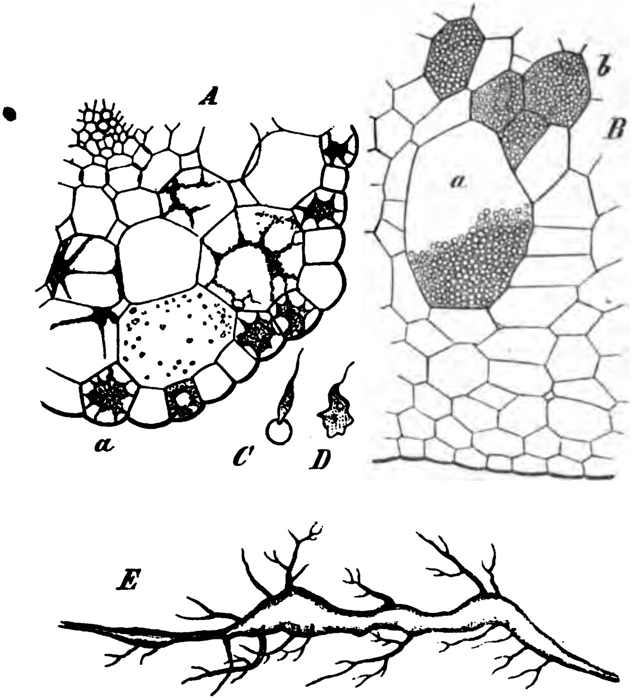
Der Entwicklungsgang stellt sich nach Woronin folgendermaassen dar: Aus der Haut der winzigen, kugeligen (etwa 1,6 mikr. im Maximum messenden), zartwandigen, farblosen Spore schlüpft bei der Keimung in feuchter Erde ein winziger Schwärmer heraus (Fig. 49, C), dessen Plasmakörper eine contractile Vacuole besitzt und am vorderen zugespitzten Ende eine Cilie trägt. Dieser Schwärmer nimmt durch Bildung von Pseudopodien amoeboïden Charakter an (Fig. 49, D), kriecht nun zu den Wurzelhaaren und Oberhautzellen junger Kohlwurzeln hin und dringt in dieselben ein (Fig. 49, A a). Hier, sowie in dem darunter liegenden Rindenparenchym entwickelt er sich zu einem Plasmod, welches den Inhalt der Zellen aufzehrt. Ob ein solches Plasmod durch blosse Vergrösserung der Amoebe oder durch Verschmelzung mehrerer entsteht, konnte nicht festgestellt

---

[1] Woronin, Plasmodiophora Brassicae, Urheber der Kohlpflanzen-Hernie (Pringsh. Jahrbücher XI. pag. 548). Vergl. auch Kny, Bot. Zeit. 1879, pag. 538.

werden. Dadurch, dass die feinen Schleimstränge die Membranen der Zellen durchbohren, sich in deren Inhalt weiter spinnen und denselben aufzehren, wird natürlich ein Reiz auf die Zellen ausgeübt, der sowohl eine schnellere Theilung als eine Vergrösserung derselben zur Folge hat. Aus beiden Factoren ergiebt sich die Entstehung der Anschwellungen und Auswüchse.

Die Plasmodien zeigen gewöhnlichen Plasmodiumcharakter, in eine farblose Grundsubstanz sind feine Körnchen, Oeltröpfchen und wenn die Zellen Stärke enthalten, auch Stärkekörner eingebettet. Dabei durchsetzen kleinere oder grössere Vacuolen die Schleimmasse, die ihre Form beständig, aber langsam verändert. Durch verdickte Membranen wird der Uebertritt der Schleimmasse von einer Zelle zur andern durch die Tüpfel erleichtert. Bei starker Anhäufung der Schleimmasse ist das Lumen der Zelle bisweilen fast ganz von derselben ausgefüllt. Nach gehöriger Ernährung und starker Ansammlung des Plasmas erfolgt dessen Zerklüftung in Sporen. Eingeleitet wird dieser Prozess durch eine intensive Vacuolenbildung, die die Plasmamasse in ein feines Netzwerk verwandelt. Dann verschwinden diese und gleichzeitig sammelt sich das Plasma um zahlreiche Centren zu kleinen runden Körperchen an, die nach und nach bestimmt Contour erhalten. Sie stellen die gewöhnlich das ganze Lumen der Zelle a einen maulbeerartigen Haufen erfüllenden Sporen dar (Fig. 49, B a b), die durc die nicht zur Fructification verwandte Schleimsubstanz verkittet werden.



(B. 495.) Fig. 49.

Plasmodiophora Brassicae Wor. A 90fach. Querschnitt durch eine junge Wurzel eines Kohlkeimlings, der durch *Plasmodiophora*-Sporen künstlich inficirt wurde. In den Epidermiszellen a sieht man amoebenartige oder plasmodienartige Zustände des Parasiten, in den darunter liegenden grösseren Zellen plasmodiumartige Stadien. B 90fach. Durchschnitt durch die Lamina eines Kohlblattes, das dem Laubspross eines Hernie-Auswuches angehörte. Man sieht eine Gruppe von Zellen (a b), die dicht mit den Sporen-Soris des Schmarotzers angefüllt sind. Die stark hypertrophirte Zelle a enthält zahllose Sporen, die nur zu einem Theile gezeichnet sind. C eine Spore, welche eben ihren Schwärmer entlässt. 660fach. D ein Schwärmer im Uebergang zur Amoebenform. 620fach. E Stück einer Nebenwurzel von einer jungen Blumenkohlpflanze, die durch den Parasiten hervorgerufenen Anschwellungen zeigend, in natürlicher Grösse. (Alle Figuren nach Woronin.)

Die Ausbildung der Sporen erfolgt also nicht innerhalb einer besondere Membran (Cystenhaut), sondern sie entstehen frei (ähnlich wie bei den Sorophoreen Guttulineen, Dictyosteliaceen); die Membran wird gewissermassen ersetzt dur die Wandung der Wirthszelle. Schliesslich sind die meisten befallenen Wirth zellen von Sporen-Soris ausgefüllt. Der Parasit besitzt demnach ausserordentliche Fertilität. In Freiheit gelangen die Sporen schliesslich dadurch, dass die Wurzeln in Fäulniss gerathen und zu einer jauchigen Masse zerfliessen. Die Verbrennung alter inficirter Kohlstrünke, eine rationelle Wechselwirthschaft und sorgfältige Auswahl der Keimpflanzen dürften nach WORONIN geeignete Mittel sein, um die Krankheit zu beschränken.

Gattung 2. *Tetramyxa* GÖBEL.

Ein Vergleich mit *Plasmodiophora*, soweit er nach den entwiklungsgeschichtlichen Daten GÖBEL's[1]) möglich ist, ergiebt als Hauptunterschied den, dass die Plasmodien sich zunächst in Plasmaportionen segmentiren, welche Sporenmutterzellen darstellen. Letztere theilen sich später in zwei, dann in 4 Tochterzellen, welche den Charakter von Sporen annehmen und zu Tetraden verbunden bleiben.[2])

1. *T. parasitica* GÖBEL.

Sie siedelt sich nach GÖBEL in Wasserpflanzen, speziell der *Ruppia rostellata* an, und ruft sowohl an Stämmchen und den Inflorescenz-Stielen, als auch an den Blättern auffällige localisirte Gewebswucherungen in Form von rundlichen, erbsengrossen bis centimeterdicken Knöllchen hervor. Anfänglich weisslich, gelbgrünlich oder röthlich nehmen diese »Gallen« gegen den Herbst hin bräunliche Färbung an. Ein Querschnitt zeigt, dass der Gewebscharakter ein ausschliesslich parenchymatischer ist. Dabei lässt sich aber schon mikroskopisch deutlich ein durch lufthaltige Intercellularräume weiss gefärbter Rindentheil von einer dunkelbraun gefärbten umfangreicheren centralen Partie unterscheiden. Die Zellen dieser letzteren sind erfüllt mit zahlreichen, zu Tetraden vereinigten Sporen, deren Membranen glatt und farblos erscheinen. Jene Braunfärbung rührt offenbar her von verändertem Inhalt der Wirthszellen.

Jüngere Knöllchen zeigen in den Zellen der inneren Partie ein Plasmodium, theils in zusammenhängenden Massen, theils in Form von Strängen. Es ist mit zahlreichen, an Alkohol-Material auch ohne Tinction nachweisbaren kleinen Kernen durchsetzt. In der Rindenpartie liessen sich Plasmodien nicht nachweisen, die Zellen enthielten hier zahlreiche grosse Stärkekörner, kleinere waren auch in den Zellen des Centrums zu finden. In den jüngsten Knöllchen endlich war eine solche Differenz noch nicht sichtbar, die Zellen hatten annähernd gleiche Beschaffenheit, Plasmodien liessen sich auch in den äusseren nachweisen. Die Art, wie sich aus den Plasmodien Sporen bilden, wurde bereits oben erwähnt. Das Keimprodukt und seine Entwicklung zum Plasmodium bleibt noch festzustellen.

Zweite Abtheilung.

Eumycetozoen — Höhere Pilzthiere.

Gruppe I. Sorophoreen — Sorusbildner.

(= Acrasieen VAN TIEGH. = Myxomycetes aplasmodiophori BREF.)

Sie bilden nach mehreren, aus den Untersuchungen BREFELD's, CIENKOWSKI's, VAN TIEGHEM's und FAYOD's sich ergebenden Gesichtspunkten eine höchst eigenthümliche Gruppe. Bezüglich der vegetativen Stadien unterscheiden sich ihre Repräsentanten von allen übrigen Eumycetozoen zunächst in dem beachtenswerthen Mangel des Zoosporen-Stadiums. Aus der Spore gehen nämlich stets nur Amoeben (und zwar in der Einzahl) hervor, die auch später niemals zu Schwärmern werden (wie es z. B. bei Ceratium geschieht). Ein anderes Characteristicum liegt in der von van Tieghem und Brefeld entdeckten und mit Recht betonten Bildung von unechten Plasmodien (Pseudoplasmodien, Aggregatplasmodien, s. morphol. Theil)[1]. Endlich wäre hervorzuheben die sehr eigenthümliche Fructification: Die Amoeben des Pseudoplasmodiums theilen sich in die Arbeit, eine Anzahl derselben lagert sich reihenweise zusammen, einen Stiel formirend; an diesem wandern die übrigen in die Höhe und bilden in der oberen Region einen Amoebenhaufen, der dadurch, dass jede Amoebe sich in eine Spore umwandelt, zum Sporenhaufen (Sorus) wird. Doch kann diese Entwicklung sich vereinfachen dadurch, dass die Stielbildung unterbleibt. Es findet hier also gar keine Sporocystenbildung statt, die Sporen sind nackt. In dem Mangel echter Plasmodien einer- und der Sporencysten andererseits ist offenbar eine einfachere, niedere Stufe der Organisation gegenüber den übrigen Eumycetozoen ausgesprochen.[2]

---

[1]) *Tetramyxa parasitica* in Flora 1884, No. 23. Taf. VII.

[2]) Bis die Lücken der Entwicklungsgeschichte ausgefüllt sind, mag die Gattung in der Nachbarschaft von *Plasmodiophora* bleiben, der sie biologisch und morphologisch am nächsten zu stehen scheint.

Auch in biologischer Beziehung haben die Repräsentanten der in Frage stehenden Gruppe etwas Einheitliches. Sie bewohnen nämlich fast ausnahmslos thierische Excremente. Man kann zwei Familien unterscheiden:

A. Guttulineen.

Sie sind im Allgemeinen einfacher organisirt als die Dictyosteliaceen. Bei *Copromyxa* kommt es nach Fayod überhaupt noch nicht zu einer bestimmt ausgesprochenen Pseudoplasmodienbildung, und für die noch näher zu untersuchende *Guttulina* Cienk. lässt sich dasselbe vermuthen. Die Amoeben repräsentiren die Limaxform (Fig. 3, VII, Fig. 31, IV), kriechen entweder einfach sämmtlich auf einen Haufen zusammen und werden nun zu Sporen *(Copromyxa)* oder ein Theil derselben wird zur Bildung eines wenig entwickelten Stieles verwandt *(Guttulina)*. Ausserdem kennt man noch eine Hypnocystenbildung (Mikrocysten) (Fig. 36, CDE).

Gattung 1. *Copromyxa* Z.

Der einzige Repräsentant *C. protea* (Fayod) = *Guttulina protea* Fayod[3] wurde von dem genannten Autor auf Excrementen von Kühen und Pferden entdeckt, woselbst er in 1—3 Millim. hohen, gelblichweissen Häufchen auftritt, welche isolirte oder an der Basis vereinigte aufrechte Spindeln, Hörner, Keulen oder Wärzchen darstellen (Fig. 31, I II). Diese Körperchen zerfallen, ins Wasser gebracht, in eine grosse Anzahl stark lichtbrechender, bohnenförmiger bis fast dreieckiger, farbloser oder schwach gelblicher Sporen (Fig. 31, III), deren schwankende Grösse etwa 14 mikr. in der Länge und 9 mikr. in der Breite beträgt. In ihrem feinkörnigen Inhalt gewahrt man einen relativ grossen Kern und an den beiden Polen Vacuolenbildung.

In verdünntem reinen Mistdecoct (nicht aber in Wasser) keimen sie in der

---

[1] Wegen des Mangels der echten Plasmodienbildung bezeichnete Brefeld die Gruppe als *Myxomycetes aplasmodiophori* (Schimmelpilze. Heft VI).

[2] Vergleiche auch de Bary, Morphologie und Biologie der Pilze. 1884, pag. 475.

[3] Beitrag zur Kenntniss niederer Myxomyceten. Bot. Zeit. 1883. No. 11.

Weise aus, dass der gesammte Inhalt in Form einer einzigen grossen Amoebe durch ein selbstgebohrtes Loch seitlich austritt (Fig. 31, IV). Sie erhält alsbald *Limax*-Gestalt, zeigt eine contractile Vacuole am hinteren Ende, sowie den Kern, und bewegt sich durch Vorschieben eines breiten Hyaloplasma-Saumes vorwärts (Fig. 3, VII, 31, IV). Unter gewissen Verhältnissen erfolgt ein eigenthümliches Vorschnellen der Amoeben um das Zwei- bis Dreifache ihrer Körperlänge, die durchschnittlich 16—22 mikr. beträgt. Es werden feste Körper aufgenommen (z. B. Bacterien) und ihre unverdaulichen Reste am hinteren Ende ausgestossen. Die Amoeben gehen Zweitheilung ein, indem sie sich fast bis zur Kugel abrunden, dann strecken und endlich in der Mitte einschnüren. Beachtenswerth ist die Tendenz der Amoeben sich anzuhäufen, es liegt hierin ein Schritt zur Plasmodienbildung, wie wir ihn bei dem verwandten *Dictyostelium* finden. Schliesslich schreiten die Amoeben wieder zur Sporenbildung Sind erst einzelne Sporen gebildet, so wandern andere Amoeben hinzu, legen sich dicht an jene an und gehen nun ihrerseits in den Sporenzustand über. Da auf trocknen Mistculturen die Amoeben gewöhnlich nicht alle neben, sondern zum Theil über einander kriechen, so entstehen die eingangs erwähnten Sporenhäufchen (Sori [Fig. 31, I, II]). Sie unterscheiden sich von einer *Guttulina*- oder *Dictyostelium*-Fructification nur dadurch, dass die sie bildenden Amoeben alle gleichwerthig sind, eine Differenzirung in stielbildende und sporenbildende also nicht eintritt.

Anders verläuft die Entwicklung der Amoeben bei Ungunst der Ernährungsbedingungen. In concentrirter oder durch Spaltpilze verunreinigter Nährflüssigkeit nämlich wandeln sich die Amoeben zu Hypnocysten um, indem sie sich abrunden, eine grosse Vacuole im Innern bilden und mit Membran umgeben, die schliesslich dick, runzelig oder wellig erscheint und sich ins Gelbe bis Braune verfärben kann (Fig. 36, C—E). Diese Kugeln messen etwa 12—15 mikr. Unter Umständen zieht sich das Plasma von der primären Membran zurück und bildet eine dicke secundäre (Fig. 36, C) oder selbst tertiäre (Fig. 36, E). Bei der in Mistdecoct leicht erfolgenden Keimung schlüpft aus der Hypnocyste eine Amoebe von bekanntem Charakter hervor (Fig. 36, D).

Gattung 2. *Guttulina* CIENK.

1. *G. rosea* CIENK. wurde von ihrem Entdecker auf faulendem, mit Flechten bewachsenen Holz beobachtet. Mit der Loupe betrachtet stellt ihr fructificativer Zustand winzige, kurzgestielte und dabei roth gefärbte Köpfchen dar. Eine stärkere Vergrösserung lehrt, dass der Stiel (nach Art der Dictyosteliaceen) zellige Struktur zeigt, denn er ist oben zusammengesetzt aus keilförmigen, am Grunde aus gerundeten Zellen. Man sieht ferner, dass das Köpfchen, dessen Durchmesser etwa 0,07 Millim. hält (entsprechend der Länge des Stieles), aus runden Sporen besteht. Ihre Membran zeigt sich mit feinen Wärzchen bedeckt und umschliesst einen rosenrothen Inhalt mit deutlichem Nucleus. In Wasser gesäet keimen diese Sporen mit einer Amoebe aus, die gleichfalls den Nucleus und eine contractile Vacuole erkennen lässt. Ihre Pseudopodien sind gerundet, ihre gleitende Bewegung erinnert an *Amoeba limax*. Die weitere Entwicklung (etwaige Plasmodienbildung und Entstehung der Fructification) ist noch unbekannt[1].

---

[1] Das Vorstehende ist einer brieflichen Mittheilung entnommen, die Herr Prof. CIENKOWSKI mir freundlichst zukommen liess.

2. *Guttulina aurea* VAN TIEGHEM[1]). Lebt auf Pferdemist und steht morphologisch der vorigen Species sehr nahe. Der kugelige Sorus zeigt Stielbildung, goldgelbe Färbung und winzige, 4—6 mikr. messende kugelige Sporen.

3. *Guttulina sessilis* VAN TIEGHEM[2]). Sie ward vom Autor auf faulenden Saubohnen gefunden. Der Sorus stellt ein einfaches milchweisses Tröpfchen dar, das keinerlei Stielbildung darbietet, und darum passt die Art vielleicht eher in den Rahmen der vorigen Gattung. Ihre Sporen sind oval, farblos, 8 mikr. lang und 4 mikr. breit.

B. Dictyosteliaceen ROSTAF.[3]).

Wir finden die Vertreter dieser kleinen Familie, die namentlich durch BREFELD's und VAN TIEGHEM's Untersuchungen näher bekannt geworden sind, in zweifacher Hinsicht höher entwickelt, als die Guttulineen: denn einerseits treten die Amoeben zu deutlich ausgeprägten Aggregat-Plasmodien zusammen, andererseits steht auch die Sorusbildung insofern auf einer höheren Stufe, als die Sorusträger (Sorophoren) in Form wohlentwickelter, einfacher oder selbst Pseudoverzweigungen aufweisender Stiele auftreten, und die Sori selbst bereits ganz bestimmte Formen, meist Kugelgestalt, annehmen. Habituell erinnert die fertige Sorus-Fructification so lebhaft an die Fruchtträger der Mucorineen, dass man früher, wo man die Entwicklungsgeschichte nicht ausreichend berücksichtigte, in *Dictyostelium* ein Uebergangsglied finden zu dürfen glaubte zwischen Mycetozoen und Phycomyceten. Die Amoeben zeigen nicht die Limaxform der Guttulineen, vielmehr entwickeln sie kleine spitze Pseudopodien.

Gattung 1. *Dictyostelium* BREFELD.

Die Stiele (Sorophoren) treten im Gegensatz zu ***Polysphondylium*** auf in einfacher, d. h. unverzweigter Form, die Sporen des Sorus sind ohne besondere Ordnung zusammengelagert. Unter ungünstigen Ernährungsverhältnissen gehen die Amoeben Mikrocystenbildung ein.

1. *D. mucoroides* BREF.[4]).

Auf Excrementen phytophager Säugethiere (Kaninchen, Pferd) ziemlich häufig, lässt sich dieser Organismus in Mistdecoct auf dem Objectträger leicht cultiviren und, wie BREFELD zeigte, nach seinem ganzen Entwicklungsgange klar verfolgen. Aus der winzigen, verlängert ellipsoidischen, durchschnittlich 4 mikr. in der Länge und 2,4 mikr. in der Dicke messenden Spore entsteht eine winzige Amoebe, die durch einen polaren Riss austritt. Sie besitzt sehr feine kurze Pseudopodien, eine kleine Vacuole und einen winzigen, nur durch Färbungsmittel deutlich nachweisbaren Kern. Nach ihrer Vergrösserung durch Nahrungsaufnahme, gehen die Amoeben Vermehrung durch Zweitheilung ein, wonach die

---

[1]) Sur quelques Myxomycètes à plasmode agrégé. Bull. de la Soc. bot. de France 1880. pag. 320.

[2]) l. c. pag. 320.

[3]) ROSTAFINSKI, Versuch eines Systems der Mycetozoen 1873, und Monographie, pag. 217. COOKE, Myxomycetes, pag. 54.

[4]) *Dictyostelium mucoroides* in Abh. der Senkenb. naturf. Gesellschaft. Bd. VII, und Schimmelpilze, Heft VI. — COEMANS, Spicilège mycologique. Extr. des bull. de l'Academie roy. de Belg. Sér. 2. tom. XVI.

Theilstücke ihrerseits zu noch grösseren Amoeben heranwachsen mit grösserer Vacuole und grösserem, schon ohne Reagentien wahrnehmbaren Kern.

Das nicht seltene Vorkommen von Sporen in solchen Amoeben beweist deren Fähigkeit, feste Körper aufzunehmen. Später ändert sich das Aussehen der Amoeben, ihr Inhalt wird homogener, feinkörniger, der Zellkern deutlich, die Vacuole kleiner, langsamer pulsirend, die Pseudopodienbewegung träger. Nunmehr erfolgt ihr Zusammentreten zu Aggregat-Plasmodien. Zunächst bildet sich ein Anhäufungscentrum, nach welchem in strahlenförmig geordneten Gruppen die Amoeben hin wandern, sodass man etwa das Bild einer grossen Amoebe erhält (Fig. 5). Im Centrum des Ganzen lagern sich die Amoeben so dicht, dass man sie einzeln nicht mehr unterscheiden kann und eine scheinbare homogene Masse zu Stande kommt; doch wird bei Anwendung von schwachem Druck leicht wieder eine Trennung in die Einzelamoeben herbeigeführt. Wie bereits früher hervorgehoben, hat das Pseudoplasmodium nur transitorischen Charakter, indem sein Centrum sich sofort anschickt zur Bildung eines mit einfachem Stiel versehenen Sorus. Es entsteht zunächst eine stumpfe Proeminenz, die sich in dem Maasse vergrössert, als die Amoebenmasse nach ihr hinwandert. Im axilen Theile dieser Proeminenz erlangen eine Anzahl von Amoeben durch Wasseraufnahme besondere Grösse und lagern sich unter Abscheidung von Membranen in ein oder mehreren Reihen übereinander, den Stiel bildend. An ihm kriecht die noch übrige Masse von nicht durch Wasseraufnahme sich vergrössernden Amoeben hinauf, um einen kugeligen oder gestreckt-ellipsoidischen Haufen zu bilden. Jede derselben wird durch Abrundung und Membranbildung zur Spore. (Vergl. auch pag. 67 und Fig. 32.)

Unter ungünstigen, noch nicht genau ermittelten Ernährungsbedingungen wird die Entwicklung der Amoeben zu Pseudoplasmodien und Sporen gehemmt. Die Amoeben gehen infolge dessen Mikrocystenbildung ein, wie sie bereits auf pag. 90 charakterisirt wurde. Nach vorheriger Austrocknung und darauf folgender Benetzung mit Mistdecoct keimt jede Mikrocyste zu einer Amoebe aus, die an einer eng umschriebenen Stelle die Membran durchbohrt. van Tieghem machte die Beobachtung, dass unter ungünstigem Nährverhalten die Amoeben Pseudopodien trieben, welche sich ablösten, abrundeten und encystirten. Er beobachtete diesen Prozess auch hei *Acrasis granulata*.

2. *D. roseum* van Tieghem[1]).

v. Th. fand diese Art auf verschiedenen Excrementen, besonders auf Kaninchenkoth. Sie unterscheidet sich von der vorigen sowohl durch die lebhaft rothe Farbe ihrer kugeligen Sori, als auch durch die Dimensionen der Sporen (8 mikr. Länge auf 4 mikr. Breite im Mittel).

3. *D. lacteum* van Tieghem[1]).

Vom Autor auf verdorbenen Hutpilzen gefunden. Der auf einreihigem Stiel befindliche Sorus bildet ein milchweisses, aus sehr kleinen kugeligen (2 bis 3 mikr. messenden) Sporen bestehendes Tröpfchen.

Gattung 2. *Acrasis* van Tiegh.[1]).

Von den beiden anderen Dictyosteliaceen-Genera ist die Gattung *Acrasis* im Wesentlichen nur dadurch ausgezeichnet, dass bei ihr die Sporen der Sori eine besondere Anordnungsweise zeigen, sofern sie nämlich in rosenkranzförmigen Ketten über einander gelagert sind. Im Uebrigen ist Bau und Entwicklung dieselbe, wie bei jenen Gattungen.

---

[1]) Sur quelques Myxomycètes à plasmode agrégé. Bull. de la Soc. bot. de France 1880, pag. 317.

1. *A. granulata* VAN TIEGH.

Sie wurde von ihrem Entdecker auf in Kuchenform ausgebreiteten Bierhefemassen beobachtet, wo ihre Fructification in Form schwarzer Flecken auftrat. Der gerade Stiel dieser Art, aus einer einzigen Zellreihe gebildet, trägt eine terminale rosenkranzförmige Reihe von Sporen. Letztere, von kugeliger Form, braun-violetter Farbe und fein-warziger Membran, messen etwa 10—15 mikr. Die unterste Zelle des Stiels erweitert sich am Grunde handförmig. Unter gewissen Verhältnissen baut sich der Sorophor aus mehreren (bis 12) Reihen von Zellen auf, deren jede nach oben mit einer Sporenkette abschliesst.

Auf diese Weise entsteht eine Form, welche an ein *Coremium* erinnert. Unter ungünstigen Ernährungsbedingungen gehen die Amoeben Microcystenbildung ein. Eine Encystirung abgeschnürter Amoeben-Pseudopodien kommt nach VAN TIEGH. auch hier vor. (Vergl. *Dict. mucoroides.)*

Gattung 3. *Polysphondylium* BREF.

Der hauptsächlichste Charakter dieser Gattung findet seinen Ausdruck in dem Auftreten eines Sori-Standes in racemöser Form (Fig. 32, VII). Bezüglich der Art und Weise wie sich derselbe bildet, verweise ich auf die im morphologischen Theile gemachten kurzen Angaben (pag. 69). Die Mikrocystenform fehlt.

1. *P. violaceum* BREF.

Von BREFELD auf Pferdemist in Italien entdeckt. Von dem senkrecht vom Substrat sich erhebenden, wenigstens 1 Centim. hohen Haupt-Sorophor gehen seitliche Sorophoren ab, die meist so angeordnet sind, dass sie Wirtel bilden. Die grössten Sori-Stände weisen bis 10 Wirtel auf, die untersten Wirtel sind 5—6, die oberen 2—3 gliedrig (Fig. 32, VII).

Bezüglich der Struktur stimmen die übrigens schwach-violetten Sorophoren mit denen von *Dictyostelium* überein: die schmäleren sind aus 1—2 Zellreihen (Fig. 32, I, II), die kräftigeren aus 3 bis mehreren aufgebaut. Alle tragen kugelige violettblaue Sori, gebildet aus zahlreichen, ellipsoïdischen, etwa 8 mikr. langen und 5 mikr. breiten Sporen. Bei der Keimung, der eine Anschwellung vorausgeht, tritt aus einem polar entstehenden Riss eine winzige Amoebe aus vom gestaltlichen Charakter der *Dictyostelium*-Amoeben, mit denen sie auch bezüglich der weiteren Entwicklung im Wesentlichen übereinstimmt.

Gruppe II: Endosporeen.

Morphologisch weicht diese Gruppe von den Sorophoreen in drei sehr wichtigen Punkten ab. Zunächst ist die Thatsache bemerkenswerth, dass die Glieder dieser Gruppe das den Sorophoreen mangelnde Schwärmstadium besitzen, und zwar geht letzteres unmittelbar aus der Spore hervor, bei deren Keimung. In diesem letzteren Moment spricht sich zugleich eine Abweichung aus von der dritten Gruppe der Eumycetozoen, den Exosporeen, wo das unmittelbare Produkt der Sporenkeimung eine Amoebe ist, die sich später erst, nach ihrer Theilung, in Schwärmer umwandelt. Als zweite, besonders durchgreifende Differenz ist hervorzuheben, dass der plasmodiale Zustand den Charakter eines echten, also eines Fusionsplasmodiums trägt. Und ferner bleibt zu betonen, dass die Sporenbildung sich auf endogenem Wege vollzieht, also nicht in Soris und nicht an der Spitze von Basidien, wie letzteres für die Gruppe der Exosporeen charakteristisch erscheint, sondern im Innern von Sporocysten. Ein nie fehlendes Attribut der Endosporeen ist endlich die Capillitiumbildung[1]). Doch auch in biologischer Beziehung existirt zwischen Sorophoreen und Endosporeen ein gewisser Unterschied, insofern die ersteren Mistbewohner sind, die letzteren vorzugsweise faulendes Holz und sonstige todte Pflanzentheile zu ihrem Substrat erwählen.

Ordnung 1. Peritricheen.

Zu der folgenden Gruppe, den Endotricheen, treten die Repräsentanten der vorliegenden dadurch in scharfen Gegensatz, dass sich ihr Capillitiumsystem anstatt im Innern der Frucht, an der Peripherie derselben entwickelt in Gestalt eines zusammenhängenden gitterartigen Gerüstes, das der Fruchtwand von innen angelagert ist und gewissermaassen als ein System von Verdickungen derselben betrachtet werden könnte. Im Hinblick auf die ausserordentliche Zartheit gerade derjenigen Wandtheile, an denen das Capillitium auftritt, dürfte demselben ohne Zweifel eine mechanische Bedeutung, nämlich die Bedeutung einer Versteifungseinrichtung zugesprochen werden. Mit dem Mangel eines endocarpen Capillitiums hängt jedenfalls auch die Abwesenheit jeglicher Columellenbildung zusammen.

Die Theile des peripherischen Gerüstes sind fast ausnahmslos in doppelter Form ausgeprägt: in Form von Platten und von Strängen. Dabei lässt die Combination beider Formen eine gewisse Mannigfaltigkeit erkennen, da sie, wie bereits früher gezeigt, bald dem Strahlentypus (Fig., 21, I), bald dem Leitertypus (Fig. 19, III), bald dem Laternentypus (Fig. 19, I) oder aber unregelmässigerer Anordnung folgt.

Bald nach der Fruchtreife obliteriren die zwischen den Verdickungssträngen oder Platten gelegenen Theile der zarten Sporocystenhaut, und es verstäuben nun die Sporen durch die Lücken des stehenbleibenden Capillitiumgerüstes.

In biologischer Beziehung bleibt noch der Hinweis, dass die vegetativen Stadien, die zumeist in faulendem Holze leben, beim Eintritt der Fructification niemals Kalk ausscheiden; ob sie überhaupt keine Kalksalze aufnehmen, ist noch unentschieden.

Fam. 1. Clathroptychiaceen ROSTAFINSKI.

Zu den folgenden Familien treten die Clathroptychiaceen in einen gewissen Contrast durch zwei wichtige Momente; einmal durch den gänzlichen Mangel einer Stielbildung und andererseits durch die Formation von Fruchtcomplexen (Aethalien), die bei den Cribrariaceen bisher nie beobachtet wurden. Dazu kommt noch, dass das peripherische Gerüst bezüglich seiner Ausbildung im Allgemeinen einfachere Verhältnisse darbietet, als bei der folgenden Familie, insofern nämlich, als seine Elemente nicht nach dem Netztypus angeordnet sind; ja die eigentliche Capillitiumbildung kann sogar gänzlich unterbleiben.

Gattung 1. *Clathroptychium* ROSTAFINSKI.

Die Gattung zeichnet sich zunächst darin aus, dass ihre Aethalien zusammengesetzt sind aus einer einzigen Schicht prismatischer Früchtchen, die nach Art einer Bienenwabe angeordnet erscheinen (Fig. 27, I, II, III). Eine gemeinsame Hülle fehlt. Die Seitenwandungen der Sporocysten sind sehr dünn und vergänglich. Dagegen die den Endflächen des Prismas entsprechenden Membrantheile (Fig. 19, I ab) derb und resistent. Zwischen ihnen wird eine Verbindung hergestellt durch solide wandständige, meist einfache Capillitiumstränge, welche so gelagert sind, dass sie in den Kanten der Prismen verlaufen, daher sehr weite Zwischenräume zwischen sich lassen (Fig. 19, I, Fig. 27, IV k).

---

[1]) Die wenigen Ausnahmen in dieser Beziehung kommen hier nicht in Betracht.

1. *Clatroptychium rugulosum* Wallroth[1]).

Diese zu den schönsten und eigenartigsten, aber auch selteneren Mycetozoen gehörige Species wählt todte Zweige und faulende Baumstämme und Stümpfe, besonders der Buchen zum Substrat. Ihre von Fuckel beobachteten Plasmodien zeichnen sich durch lebhaftrothes Colorit aus. Auch die Färbung der Aethalien ist im Jugendstadium scharlachroth, um später ins Leberbraune, Olivenbraune, Gelbbraune oder Rothbraune, seltener ins Bleigraue überzugehen. Dabei erscheint die Oberfläche fast immer von fettartigem Glanze.

Die Aethalien besitzen die Gestalt sehr niedriger, flacher, im Umriss rundlicher oder länglicher Scheibchen oder Polsterchen, die wohl nur selten den Diameter von 1½ Centim. überschreiten dürften. Auf den ersten Blick bieten sie durch ihr bienenwabenartiges Ansehen eine gewisse Aehnlichkeit dar mit manchen flachen Formen von *Tubulina cylindrica.* Die relativ sehr kleinen und darum mit blossem Auge nicht wohl unterscheidbaren Einzelfrüchtchen stehen in senkrechter Richtung, meist zu Hunderten beisammen, eines dicht an das andere gedrängt (Fig. 27, I), aber doch nicht so innig unter einander verbunden, dass nicht ein leichter Druck sie aus ihrem Verbande zu lösen vermöchte. Aus dem gegenseitigen Drucke, den sie bei so dichter Zusammenlagerung erfahren, resultirt ihre prismatische Form (Fig. 19, I). Doch wechselt Zahl und Breite der Seiten dieser Prismen, wie die Betrachtung der Aethalien von der Ober- und Unterseite lehrt (Fig. 27, II, III). Beide Seiten weisen nämlich gleich- oder ungleichseitige Dreiecke, Vierecke und Polygone auf, deren Durchmesser oft innerhalb ziemlich weiter Grenzen variiren.

Von ganz besonderer Eigenthümlichkeit erscheint der Umstand, dass die an den Seiten der Prismen so überaus zarte, aus diesem Grunde frühzeitig obliterirende und zur Zeit völliger Fruchtreife meist schon völlig verschwundene Membran an dem freien Ende sowohl, als an dem basalen schwach verdickt und gebräunt erscheint. In Folge dessen bleiben diese Membrantheile erhalten in Form von Kappen, die, entsprechend der Zahl der Kanten des Prismas, mehrere (3—7) Zipfel zeigen, welche sich unmittelbar fortsetzen in die in den Kanten der prismatischen Früchtchen liegenden Capillitiumstränge (Fig. 19, I ab, Fig. 27, V). Letztere sind fadenförmig, dünn aber derb, solid, einfach, häufig aber auch mit kürzeren oder längeren, blind endigenden oder mit benachbarten Strängen anastomosirenden Zweigen versehen (Fig. 27, IV). Der ganze Sceletapparat hat demnach eine frappante Aehnichkeit mit dem Holz- oder Blechscelet einer prismatischen Laterne (Fig. 19, I). Der ganze Fruchtcomplex sitzt gewöhnlich einem wohl entwickelten Hypothallus auf (Fig. 27, I h). Die Sporen [illegible]rscheinen in Menge ochergelb oder gelbbraun bis umbrabraun, kugelig, mit feinwarziger Skulptur und messen 9—12 mikr.

---

[1]) Literatur: Wallroth, Flora Germanica No. 2107 (sub Licea rugulosa). — Fries, Systema mycologicum III, pag. 88 (sub Reticularia plumbea). — Berkeley, Licea applanata in Hooker, Lond. Journal, Bd. VII, pag. 67. — Cooke, Handbook, Bd. I, pag. 408. — Fuckel, Symb. myc. Nachtr. 2, pag. 69 (unter *Dictyaethalium applanatum* Rost.). — Rostafinski, Monographie, pag. 225. — Cooke, Myxomycetes of Gr. Brit., pag. 55.

Gattung 2. *Enteridium* Ehrenberg.

Während *Clathroptychium* nackte Aethalien erzeugt, sind bei vorliegender Gattung die Fruchtcomplexe von einer gemeinsamen Membran umhüllt, da die an der Oberfläche liegenden Hauttheile der Sporocysten mit einander verwachsen. Letztere finden sich überdies im Gegensatz zu *Clathroptychium* in mehrere Schichten gelagert. Der eigenthümlichste Charakter liegt aber jedenfalls in dem Umstande, dass die Sporen zu mehreren in geschlossenen Gruppen vereinigt auftreten, eine Eigenschaft, die kein anderer Myxomycet aufzuweisen hat, *Reticularia Lycoperdon* und *Encythenema Berkelyana* ausgenommen.

1. *Enteridium olivaceum* Ehrbg.[1]

Sein Plasmodium lebt in faulenden Baumstämmen und zeigt schön hochrothes Colorit. Die Aethalien ähneln im Habitus *Clathroptychium*, indem sie niedrige plane oder hemisphärische im Umriss gerundete Polster von etwa 0,2—2 Centim. Breite und etwa 1½ Millim. Höhe darstellen, deren Färbung als ein glänzendes Olivenbraun erscheint. Die Haut, welche das ganze Aethalium überzieht, ist papierdünn, zart und pellucid und springt unregelmässig auf. Auch die Wandungen der Einzelfrüchtchen erscheinen dünn, glasartig und sind gelbbräunlich tingirt. Nach Rostafinski bilden sie (nach der Entleerung) ein netzartiges, dreiflügliges Scelett. Die maulbeerartigen, aus der engen Vereinigung von 5 bis 20 Sporen entstandenen Gruppen erinnern an Sorosporium. An den Berührungsstellen abgeflacht, zeigen sich die Sporen an der Aussenfläche mit feinen Wärzchen besetzt. In Menge sind die Sporen schön olivengrün gefärbt.

Familie 2. Cribrariaceen.[2]

Die diese Familie constituirenden Genera kommen sämmtlich in folgenden Punkten überein: Zunächst mangelt ihnen die Fähigkeit zur Aethalienbildung sowohl, als zur Formation von Plasmodiocarpien. Die Sporocysten treten darum stets als isolirte Früchte auf (die wegen ihrer Kleinheit leicht zu übersehen sind). Sodann gilt als Regel, dass jedes zur Fruchtbildung bestimmte Plasmahäufchen zunächst ein Säulchen bildet, an dem es hinaufkriecht, um auf der äussersten Spitze sich zur Sporocyste zu formen. Die Sporocyste ist also im Gegensatz zu den Clathroptychiaceen gestielt. (Auf dem Umstande, dass die Sporocyste ganz am Ende des Stieles entsteht, beruht der Mangel der Columellabildung.) Ihrer Gestalt nach erscheinen die Früchtchen kugelig, eiförmig oder birnförmig (Fig. 20), gestreckte Formen fehlen in der Familie ganz.

Eine weitere, besonders charakteristische Eigenthümlichkeit bietet die Fruchthaut und zwar insofern, als sie im unteren, allmählich in den Stiel übergehenden, etwa ¼ oder ½ der ganzen Oberfläche betragenden Theile relativ dick und derb erscheint (Fig. 20), oft auch noch durch Verdickungsstränge ausgesteift wird, während die oberen Parthien sehr zart und dünn bleiben und nur lokalisirte Verdickungen zeigen, in Form von Strängen resp. Platten, die zu einem einzigen System verbunden sind, das die zarte Fruchthaut genügend verstärkt und nach unten mit dem eben erwähnten kelchartigen Basaltheil der Fruchthaut, der nur bei einem Repräsentanten *(Dictydium)* schwach oder gar nicht entwickelt wird, verbunden ist. Nach Form und Lagerung sind jene Verdickungen so charakteristisch, dass man hierauf drei Gattungen gegründet hat.

---

[1] Literatur: Ehrenberg in Link, Jahrbücher der Gewächskunde II, pag. 55. — Fries, Syst. myc. III, pag. 89 (unter Reticularia olivacea). — Cooke, Handbook I, pag. 379 (unter Reticularia applanata B. u. Br.), — Fuckel, Symb. myc., pag. 338 u. Nachtrag II, pag. 68. — Rostafinski, Monogr., pag. 227. — Cooke, Myxomycetes of Gr. Brit., pag. 56. — Rostaf., Versuch eines Systems der Mycetozoen, pag. 4 unter Licaethalium olivaceum.

[2] Literatur: Fries, Systema mycol. III, pag. 164. — Corda, Icones fungorum IV, Taf. 7 u. V, Taf. 3. — de Bary, Mycetozoen, pag. 20. — Rostafinski, Monographie der Mycetozoen, pag. 229. — Cooke, Myxomycetes of Gr. Brit., pag. 56.

Das mechanische System zeigt fast stets lebhafte Farben, die mit dem Colorit des Stieles und der Sporen im Wesentlichen Uebereinstimmung zeigen, und gewöhnlich einen Ton heller gehalten sind.

Als eine weitere Eigenthümlichkeit ist zu erwähnen, dass die Plasmodien, die nur erst wenigen Beobachtern zu Gesicht kamen, gelappte oder aderförmige, aber nicht typisch mesenteriiforme Körper darstellen. Ihr eigenthümliches, schwarzblaues, schwarzgraues oder violettbraunes Colorit beruht vielleicht auf der Gegenwart der bereits früher (pag. 74) erwähnten, glänzend braunen oder purpurnen, rundlichen Körner, die bisweilen auch der Haut und dem Capillitium der fertigen Frucht eingelagert sind.

Gattung 1. *Dictydium* Schrader.

In diesem Genus bildet das mechanische System ein über die ganze Fruchtwand ausgedehntes höchst zierliches Netz (Fig. 19, II, III). Es fehlt also hier die bei der Gattung *Cribraria* so ausgesprochene Differenzirung der Wandung in einen basalen, persistenten und in einen terminalen, zartbleibenden, nur durch lokale Verdickungen ausgesteiften Theil (oder der erstere ist, wie ich in einzelnen Fällen sah, nur schwach entwickelt). Was die Gestaltung der Verdickungen betrifft, so erscheint dieselbe im Gegensatz zu *Cribraria* von einheitlichem Charakter, insofern nur die Leistenform zur Verwendung kommt. Doch machen sich bezüglich der Dicke und der Lagerung der Leisten Unterschiede bemerkbar; die einen sind relativ dick und laufen von der Basis der Sporocyste, resp. vom Ende des Stieles aus nach deren Scheitel, die anderen sind ziemlich fein und stellen transversal gerichtete einander parallele Querverspannungen nach Art von Leitersprossen dar (Fig. 19, III). Während die Längsleisten sich ab und zu verzweigen, und anastomosiren, scheinen die Querleisten stets einfach zu bleiben. Wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, bilden sie mit den Hauptleisten regelmässige und zwar rechteckige, in den Winkeln der Zweige dreieckige, ziemlich kleine Maschen.[1]. Die Früchte sind stets mit Stiel versehen.

Dictydium cernuum Pers.[2])

Die einzige, durch ganz Europa verbreitete, besonders an mürbem Holze der Coniferen häufige Art erzeugt heerdenweis winzige (etwa ½ Millim. im Durchmesser haltende) auf langem (2 Millim.) feinem Stiel stehende kuglige oder birnförmige, im Alter am Scheitel eingedrückte (genabelte) nickende Früchtchen, die wie der Stiel rothbraun bis purpurbraun gefärbt erscheinen. Ihre winzigen

---

1) Man vergleiche auch die Abbildungen in Corda, Icones V, fig. 36 u. von Rostafinski, Monogr., fig. 17—19, 22.

2) Literatur: Batsch, Elenchus fungorum, pag. 236, Fig. 232 (unter Mucor cancellatus). — Fries, Syst. myc. III, pag. 165 (unter D. umbilicatum). — Rostafinski, Monogr., pag. 229, — Cooke, Handbook, pag. 399.

(5—7 μ dicken) kugeligen und glatten Sporen sind in Menge purpurbraun, einzeln fast farblos. Im jugendlichsten Zustande stellen die Sporocysten winzige, dem Substrat aufsitzende kuglige glänzend schwarzblaue Tröpfchen dar, dann wird ein Stiel angelegt, an ihm kriecht die Plasmamasse hinauf und formt sich zur Cyste, Haut und Stiel sammt Capillitium sind anfangs wundervoll veilchenblau (unter dem Mikroskop), bei der Reife rothbraun.

Gattung 2. *Cribraria* Pers.

Die sehr kleinen stets kugligen oder birnförmigen Sporocysten treten mit wohlentwickeltem Stiel auf, wovon eine Ausnahme nur die kurzstielige *C. argillacea* macht. Als Hauptunterschied von *Dictydium* ist hervorzuheben, dass die Fruchthaut in der unteren Hälfte persistent und nur in der oberen Parthie zart und vergänglich ist. Zur Bildung des auch hier höchst zierlichen Netzgerüstes pflegen zwei Verdickungsformen combinirt zu werden: nämlich flächenförmige Verdickungen, die gewöhnlich in ziemlich regelmässigen Abständen gelagert erscheinen, meistens unregelmässige eckige Formen zeigend, und feine, einfache, selten verzweigte Stränge, welche im Ganzen in Radienstellung die Verbindung jener Platten zu besorgen haben und theilweis nach unten zu mit den Randzähnen des persistenten Bechers in Connex stehen (Fig. 20, I B). So entsteht ein Netz, dessen Maschen im Vergleich zu *Dictydium* im Ganzen nicht besonders regelmässige, sondern meist irregulär-polygonale Gestalt darbieten (Fig. 20, I, Fig. 50). Eine Abweichung von der eben charakterisirten Netzbildung findet sich bei *Cr. rufa* Roth, wo die Verdickungen nur in der Form von anastomosirenden Leisten vorkommen (Fig. 20, II).

Bezüglich der Configuration, Grösse und Anordnung der Platten sowohl, als in Bezug auf Insertion und Richtung der feinen Stränge herrschen bei den verschiedenen Cribrarien so weit gehende, aber doch im Ganzen constante Verschiedenheiten, dass Rostafinski[1]), und mit Recht, 10 verschiedene, meist mit den von Schrader aufgestellten Arten zusammenfallende Species darauf begründet hat.

1. *Cribraria rufa* Roth.[1])

Ueber die Plasmodien dieser an faulendem Holze nicht gerade häufigen Art liegen noch keine Beobachtungen vor. Die kleinen (etwa ¾—1 Millim. im Durchmesser haltenden) Sporocysten besitzen Kugel- oder Birngestalt und werden von einem dünnen (1½—2 Millim.) langen, dunkelbraunen Stielchen getragen (Fig. 20, II). Ihre Wandung erhält in dem unteren Drittel oder höchstens in der ganzen unteren Hälfte durch schwache, gleichmässige Verdickung den Charakter einer derben, halbkugelschaligen Basalkappe. Nach oben schliesst sie mit ausgefressen-gezähneltem Rande ab. Im Gegensatz zur unteren ist die obere Hälfte der Sporocystenhaut sehr zart und durch Capillitiumelemente verdickt, welche im Gegensatz zu allen andern Cribrarien stets nur in Form sehr schmaler Leisten und niemals in Plattengestalt auftreten. Ihre gegenseitige Verbindung erfolgt in der Weise, dass sie ein Netz bilden, dessen Maschen in der Regel von ungleicher Grösse und Form erscheinen. Diese Leisten setzen sich auch auf der Innenseite der Basalkappe etwa bis in die Gegend des Stieles hin fort und zwar meist nur in Rippenform.

---

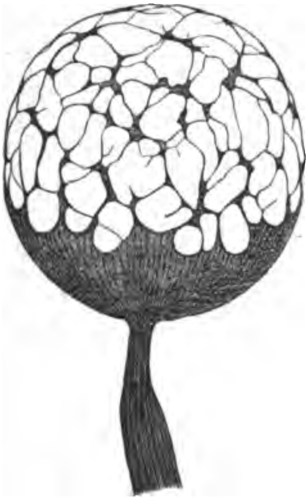
[1]) Roth, Flora germanica, pag. 548. Rostafinski, Monographie, pag. 232, Fig. 15. — Cooke, The Myxom. of Great Britain, pag. 58.

2. *Cribraria pyriformis* Schrad.[1])

Die Früchtchen (Fig. 20, I) zeigen Birngestalt, sind etwas kleiner, als bei der vorigen Art (⅓—¾ Millim. im Durchmesser) und stehen auf einem kurzen, der Sporocyste an Länge etwa gleichkommenden Stiele. Die Basalkappe nimmt ungefähr das untere Drittel der Frucht ein. Das Capillitium im oberen Theile zeigt abweichend von *C. rufa* eine grosse Anzahl plattenartiger Centren, welche durch etwa radiale Leistchen in Verbindung stehen (Fig. 20, I). In Form und Grösse tritt bei jenen Platten eine gewisse Variabilität auf, die bei verschiedenen Früchten verschieden ausfallen kann; doch herrscht im Ganzen die isodiametrische Gestalt vor (Fig. 20, I). In der kappenartige Basalhaut der Sporocyste sowohl als in den Capillitiumplatten habe ich eigenthümliche rundliche, glänzend braune Körner beobachtet, welche in Menge zusammengehäuft und die Hauptträger des braunen Farbstoffes jener Theile sind. Sie messen etwa 2—3 mikr. und finden sich namentlich an dunkleren Fruchtvarietäten schön ausgebildet. Die kugeligen hellbräunlichen skulpturlosen Sporen messen 6,5—7,3 mikr.

3. *Cribraria vulgaris* Schrad.[2])

Die Früchtchen dieser gemeinsten, an faulenden Tannenbrettern und Baumstümpfen vorkommenden Art stellen gestielte Kugeln dar. Dieselben sind kleiner, als bei den vorausgehenden Species und messen etwa ⅕—½ Millim., während die Stiellänge etwa das 1½—2 fache dieses Durchmessers erreicht. Letzterer weist dunkelbraune Färbung auf, die Cyste dagegen ist durch ein schmutziges Hellbraun, das bisweilen einen Stich ins Rostrothe zeigt, ausgezeichnet. Die derbere Basalhaut nimmt nur ein Drittel, höchstens bis die Hälfte der Wandung ein, und erscheint unregelmässig tief gezähnt. In Form und Anordnung der Capillitiumelemente der oberen Region kommt derselbe Typus zum Ausdruck, den wir bei *Cr. pyriformis* kennen lernten, doch macht sich in der Form der Platten vielfach eine ausgesprochenere Tendenz zur Bildung unregelmässiger Leisten bemerkbar. Durch Einlagerung der bekannten braunen runden Körner, nehmen die Platten dunkelbraune bis tiefschwarze Färbung an (bei stärkeren Vergrösserungen erscheinen sie gelbbraun). Auch in der Basalkappe und im Stiel sind solche Körper eingelagert. Sie haben etwas geringere Grösse, als bei der vorigen Art. In Menge erscheinen die Sporen lehmfarbig. Sie sind kugelig, glatt und messen 6,5—8 mikr.



(B. 496.) Fig. 50.
Früchtchen von *Cribraria vulgaris* Schrader, schwach vergr. (vom Stiel nur der obere Theil gezeichnet) Capillitium aus Platten und Leistchen gebildet, Basalhaut mit unregelmässig gezähntem Rande.

4. *Cribraria purpurea* Schrad.[3])

Vor allen übrigen Arten durch die purpurrothe Färbung der kugeligen Sporocyste ausgezeichnet. Letztere misst etwa 1 Millim. und steht auf einem braun schwarzen 1½—2 Millim. langen Stielchen. Die Basalkappe nimmt etwa die Hälfte der Wandfläche ein und erscheint am Rande mit Zähnen versehen, die sich in die Leistchen des Capillitiums fortsetzen. Von gleichfalls purpurner bis violetter Färbung bildet dieses letztere ein Netzwerk, das den Charakter von *Cr. vulgaris* hat, nur dass die Knoten des Maschenwerks womöglich noch häufiger das Streben nach Bildung unregelmässiger schmaler Platten bekunden, als es bei *Cr. vulgaris* der Fall. Die dunkle Färbung der Platten und die dunkle Streifung der Kappe beruht auch hier wieder, wie bei anderen Arten, auf Einlagerung der Farbkörner, sie sind hier ziemlich gross, stark lichtbrechend und dunkel purpurn gefärbt. In den übrigen Theilen des Capillitiums (in den dünnen Leisten) und der Basalkappe bemerkt man nur diluirt rothe oder violette Tinction.

---

[1]) Rostafinski, Monogr., pag. 237, Fig. 14. Obige Beschreibung habe ich nach von Rostafinski als *Cr. pyriformis* bestimmten Exemplaren gemacht, die mir Herr Prof. de Bary zusenden die Güte hatte.

[2]) Nova plantarum genera, pag. 6.

[3]) Daselbst, pag. 8. — Rost., Monogr., pag. 233.

5. *Cribraria argillacea* PERS.[1])

Von den übrigen Arten ist diese Species leicht zu unterscheiden durch die geringe Entwicklung des Stieles, dessen Länge kaum den Durchmesser der Frucht erreicht, meistens aber noch geringer erscheint, zweitens durch den Umstand, dass die Sporocysten dicht rasenartig zusammengelagert erscheinen, und drittens durch die lehmartige Farbe der Früchte (der Stiel ist dagegen dunkelbraun). Die Capillitiumelemente sind nur in Leistenform vorhanden und nach dem Typus von *Cr. fulva* angeordnet. Sie setzen sich übrigens als stark ausgeprägte Adern auch auf der Basalkappe fort. Letztere ist augenscheinlich weniger derb, als bei anderen Arten, schön durchscheinend und irisirend. Gewöhnlich nimmt sie mehr als die Hälfte der Oberfläche ein. Die kugeligen, kaum hellbräunlichen in Masse lehmfarbigen Sporen messen 6—6,6 mikr. im Durchmesser. Gemein an faulenden Stümpfen von Pappeln, Weiden, aber infolge der dem Holze ähnlichen Färbung leicht zu übersehen.

Ordnung 2. Endotricheen ZOPF.

Das gemeinsame Merkmal aller Endotricheen liegt darin, dass das mechanische System, im Gegensatz zu den Peritricheen endocarp auftritt, d. h. das Fruchtinnere, in der Regel seiner ganzen Ausdehnung nach, durchsetzt. Wo es in Form von soliden Strängen und Platten *(Stereonemata)* auftritt (Gruppe der Stereonemeen), ist es mit seinen Enden überall der Wandung angeheftet, wo es in Hohlröhren-Form *(Coelonemata)* erscheint (Gruppe der Coelonemeen), sind diese ganz frei, höchstens im unteren Theile der Wandung oder dem Stiel befestigt, nur selten auch an der oberen Wandung.

Unterordnung 1. Stereonemeen ZOPF.

I. Calcariaceen ROST.

Das hervorstechendste Merkmal der Calcariaceen ist eigentlich ein rein physiologisches: die reichliche Kalkaufnahme seitens des plasmodialen Zustandes und die Abscheidung der Kalkmassen zur Zeit der Fructification. Als Ablagerungsorte dienen vor allen Dingen die Sporocystenhaut, sodann Columella, Stiel und Hypothallus. Aber auch die Capillitiumstränge schliessen bei ihrer Entstehung häufig Kalktheile ein. Das Capillitiumsystem entspricht in der Anordnung und Beschaffenheit seiner Elemente entweder dem Radientypus oder dem Netztypus

---

[1]) ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 238. — COOKE, Fungi Britt. II, No. 526. — Derselbe, The Myxom. of Great Britain, pag. 59.

(Vergleiche pag. 43 ff.). Die Sporen sind stets von violettbrauner Farbe, welche der Membran angehört.

Fam. 1. Physareen Rost.[1]

Sie repräsentiren die grösste Gruppe der Calcariaceen. Von den beiden anderen Gruppen, den Didymiaceen und Spumariaceen, weichen sie sehr wesentlich ab durch den eigenthümlichen Capillitien-Typus, der auch den Cieskowskiaceen zukommt: Die Capillitiumstränge bilden nämlich infolge unregelmässiger Verzweigung und Anastomosenbildung ein das Fruchtinnere nach allen Richtungen durchsetzendes Netzwerk. Seine Maschen sind unregelmässig und mit relativ grossen Maschenknoten versehen, welche meist Kalkhäufchen umschliessende Auftreibungen darstellen. An welchen Lokalitäten auch sonst noch Kalkablagerungen stattfinden, immer repräsentiren sich die Kalktheile in Körnerform. Im Gegensatz zu den Spumariaceen fehlt die Columella entweder gänzlich oder sie ist nur in schwacher Entwicklung vorhanden. Von Fructificationsformen sind die Sporocyste, das Plasmodiocarp und das Aethalium vertreten.

Gattung 1. *Physarum* Pers.

Die Früchte sind theils in Form von Sporocysten, theils in Form von Plasmodiocarpien vorhanden. Bei den wenigen Arten, welche die letztere Fructification besitzen, kommt auch die Sporocystenform vor. Bezüglich der Gestalt der Cysten tritt nur geringe Abwechselung zu Tage; bald treten sie in Kugel- bald in Nieren- bald in Lirellenform auf, bei dieser Art ungestielt, bei jener gestielt u. s. w. Nur selten kommt es zur Bildung einer Columella, die dann kugelförmig erscheint. Eine Central-Columella, wie sie die Craterien zeigen, vermisst man. Die Wandung ist bald in der Einzahl, bald als Doppelhaut anzutreffen. Sie springt bei der Reife in der Regel unregelmässig, bei den Lirellenfrüchten aber in einer der Rückenlinie entsprechenden Fissur auf.

1. *Physarum leucophaeum* Fr.[2]

Es fructificirt sowohl in der gewöhnlichen Sporocystenform, als auch, indessen minder häufig, in Plasmodiocarpien. Erstere, etwa von Mohnsamengrösse, sind entweder kugelig oder der Regel nach niedergedrücktkugelig, im Uebrigen der Form nach inkonstant, stets mit einem Stiel versehen, der bald an Länge der Höhe der Sporocyste gleichkommt, bald ziemlich auffällig reducirt erscheint, sodass die Sporocyste scheinbar dem Substrat direct aufsitzt.[3] Bei dicht gedrängter Entstehung der Früchtchen kommen durch Verschmelzung der Stiele botryocephale Formen zu Stande, die zwei- bis mehrzählig erscheinen können.[4] Genauer betrachtet wird die Wandung der Frucht von einer dünnen hyalinen Membran gebildet, welcher kohlensaurer Kalk in Form von kleinen Körnchen ein- resp. von innen angelagert ist, theils in gleichmässiger Vertheilung, theils in breiten Häufchen, und aus dieser Gruppenbildung erklärt sich das weissfleckige Ansehen der Sporocystenwand. An der Basis geht letztere allmählich in die mit zahlreichen Längsfalten und Runzeln versehene, eine Röhre darstellende Stielhaut über. Ihre weissliche Färbung verdankt letztere der Einlagerung von zahlreichen Kalkkörnchen. Im Lumen der Röhre ist eine hellbraune Masse in Form von Körnchen oder Klümpchen abgelagert, welche wohl von ausgeschiedenen Nahrungsrückständen herrührt. Während nach unten hin der Stiel sich hautartig ausbreitet, ist nach oben sein Abschluss in der Bildung einer Columella gegeben, welche als unscheinbarer Hügel in das Lumen der Sporocyste hineinragt. Sie stellt im Wesentlichen einen grossen Kalkknoten dar, in dessen Innerem man dieselbe organische Substanz abgelagert findet, wie im Stiel. Von der Columella nehmen natürlich die Capillitiumstränge ihren Ausgangspunkt, die zu unregelmässig vielarmigen, an Grösse sehr wechselnden Knoten erweitert sind, und hier Kalk in unregelmässigen Körnchen enthalten. Die Sporen sind hell-violettbräunlich, kugelig, glatt, 8 bis 10 mikr. messend. Ihre Entleerung erfolgt, nachdem vom Scheitel her die Fruchtwand in mehrere ungleiche Lappen aufgeborsten ist.

---

[1] Monographie, pag. 92. — Cooke, Myxomyc., pag. 11.

[2] Fries, Syst. Mycol. III, pag. 132. — de Bary, Mycetozoen, pag. 3, (hier eingehend charakterisirt).

[3] Solche Formen können leicht zu Verwechselungen Veranlassung geben.

[4] Sie wurde von Dittmar als besondere Art *(Phys. connatum)* bezeichnet.

Die von Rostafinski gesehenen Plasmodiocarpien haben Aderform und treten bisweilen mit netzartigen Verbindungen versehen auf. Da nach Fries die jungen Früchte gelb erscheinen (und erst später grauweiss oder violett werden), so dürften auch die bisher, wie es scheint, nicht bekannten Plasmodien ein gelbes Pigment besitzen.

2. *Physarum sinuosum* Bull.[1])

Die Fructification tritt entweder in Form von Einzelfrüchten oder in Gestalt von Plasmodiocarpien auf. Letztere ahmen die Form schmaler, erhabener, meist schlangenartig hin- und hergebogener Adern nach. Bald sind sie einfach, bald verzweigt, und mitunter selbst netzaderig. Ihre Ausdehnung wechselt je nach der Grösse des ursprünglichen Plasmodiums und hängt auch noch von dem Umstande ab, ob das Plasmod sich vor der Fructification fragmentirte oder nicht. Auf grösseren Blättern habe ich sie bis Decimeterlänge und darüber erreichen sehen; in andern Fällen erreichte das Maass kaum einen Centimeter.

Die einfache Sporocystenform nimmt die Gestalt von sitzenden, seitlich zusammengedrückten und daher kammartig erhabenen, in der Regel mit ein oder mehreren Biegungen oder Buchten (daher *sinuosum)* versehenen Lirellen an, die in einer der Rückenmittellinie entsprechenden Fissur aufspringen. Durch diese Momente erinnern die Früchtchen lebhaft an die Ascusfrüchte von *Hysterium* unter den Pilzen, sowie an die *Graphis*-Arten unter den Flechten. Uebrigens gehen einfache Früchtchen und Plasmodiocarpien so unmerklich in einander über, dass man oft nicht entscheiden kann, ob ein verlängertes Früchtchen oder ein Plasmodiocarp vorliegt. An schmalen Substratstheilen wie z. B. feinen Grashälmchen herrscht gewöhnlich die Einzelfrucht, an dickeren Zweigen und breiteren Blättern die Plasmodiocarpienform oder beide sind hier zugleich vorhanden. Umhüllt wird die weissgraue bis schwarzgraugelbliche Cyste von einer Doppelmembran, deren äussere, zerbrechliche reichlich Auflagerungen von Kalk enthält, die in Häufchen auftreten und mit der Lupe betrachtet als feine weisse Flecken sichtbar sind, deren innere dagegen zart und wenig kalkreich ist. Eine Columella fehlt durchaus. An dem reichmaschigen Capillitium bemerkt man sehr zahlreiche grosse kalkführende Knoten von unregelmässig-eckiger Gestalt und kreide weisser Farbe. Die Sporen zeigen dunkel-braunviolette Färbung, eine fein punktirte derbe Membran und einen Durchmesser von 9—12 mikr. — Auf todten Blättern und Aesten im Sommer eine der gemeinsten Arten. Einzelfrüchtchen gewöhnlich nur 1—2 Millim. hoch und mehrere Millim. lang.1)

---

[1]) Bulliard, Champignons de la France, tab. 446. Fig. 3. Fries, Syst. myc. III, pag. 145. — Rostafinski, Monogr. pag. 112. — Cooke, Myxomyc. pag. 14.

3. *Physarum virescens* Dittm.2)

In Färbung und Configuration erinnern die von mir beobachteten Plasmodien an diejenigen von *Leocarpus*. Sie sind nämlich leuchtend gummiguttgelb und baum-netzartig verzweigt. Sie überziehen Kiefernnadeln, Moose u. dergl. Zum Zweck der Fructification sammelt sich das Plasma zu 1 bis mehrere Millimeter im Durchmesser haltenden Häufchen an, deren jedes sich in sehr zahlreiche (oft Hunderte) mit blossem Auge einzeln kaum unterscheidbare, dicht gedrängte stiellose Früchtchen umbildet. Ihre Kugelform wird durch die dichte Lagerung häufig etwas modificirt. Die Färbung dieser Sporocysten geht aus dem Gelben ins leuchtend- oder schmutzig gelbgrüne bis grünbläuliche oder moosgrüne über und wenn die Fruchtcolonien auf Moosen sich entwickeln, sind sie von letzteren in der Färbung fast kaum zu unterscheiden und werden leicht übersehen. Der sehr zarten, unregelmässig aufspringenden Membran ist Kalk in Form von Gruppen bildenden Körnern eingelagert. Diese Gruppen, von dem gelben Farbstoff tingirt, erscheinen, mit der Lupe betrachtet, als winzige gelbe Flecken oder Wärzchen. Wie es scheint kommt das Capillitium mit den Kalkknoten meistens nur spärlich zur Entwicklung. Die diluirt-violettbraunen, kugeligen, glatten Sporen messen 8—10 Mikr.

Gattung 2. *Craterium* Trentepol.

Eine Kenntnis der vegetativen Zustände, namentlich des Plasmodiums fehlt noch. Die Früchte zeigen charakteristische Gestalt und Struktur. Sie sind stets gestielt, zierlich kelchförmig, oder kreiselförmig. Bei jenen erscheint der scheitelständige Theil flachgedrückt, einen trommelfellartigen Deckel bildend, der sich bei der Reife in einem Stück ablöst; bei diesen wird er als eine schwach gewölbte Kappe durch einen Querriss abgesprengt. Die Fruchtwand zeigt derbe, pergamentartige Beschaffenheit, mamentlich bei den Arten mit Becherfrucht. Man kann zwei Schichten derselben unterscheiden, eine innere mit Kalkkörnchen durchsetzte und eine äussere körnchenlose. Bisweilen finden sich wenigstens in der grösseren oberen Hälfte, besonders am Deckel Kalkauflagerungen aus Körnchen bestehend, die eine förmliche weisse Kruste bilden können. Das sehr unregelmässige Maschensystem des Capillitiums besitzt einen riesigen centralen Capillitiumknoten (von Rostafinski als Columella bezeichnet) von unregelmässiger Gestalt, der gleichfalls reichlich Kalkkörnchen enthält. Die hierher gehörigen, wegen ihrer geringen Grösse leicht zu übersehenden Formen bewohnen vorzugsweise todte Blätter und Stengel und kriechen von hier aus zufällig auch auf andere todte und lebende Körper.

Der gemeinste Repräsentant dieser Gattung ist:

1. *Cr. leucocephalum* Pers.3)

Die zierlich kreisel- oder birnförmigen Früchtchen (Fig. 15, I) sind mit kurzem rothbraunen stark gefalteten Stiel versehen, an der Basis derb, gleichfalls Faltung

---

1) Die Art geht auch unter dem Namen *Angioridium sinuosum* Grev.

2) Fries, Systema myc. III, pag. 142. — Rostaeinski, Monogr. pag. 103. — Cooke, Myxomycetes. pag. 13.

3) Fries, Syst. mycol. III, pag. 153. — Corda, Icones, VI. tab II, Fig. 33 unter *Cr. pruinosum*. — Rostaf., Monographie, pag. 123. Taf. VI. Fig. 98 und 100. — Cooke, Myxom

aufweisend und rothbraun gefärbt, nach oben hin durch Incrustation mit Kalkkörnchen weiss oder grauweiss, zerbrechlich. Durch einen Querriss wird eine niedrige Kappe abgesprengt (Fig. 15. Ia) und dadurch das Capillitium mit seinen leuchtendweissen Kalkblasen frei gelegt. Bisweilen sind die Blasen sammt ihren Kalkkörnchen und ebenso auch die Capillitiumstränge intensiv schwefelgelb gegefärbt. An den kugeligen, braun-violetten Sporen, deren Grösse etwa zwischen 6 und 14,5 mikr. schwankt, gewahrt man eine bisher übersehene feine Wärzchenskulptur, die durch Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure noch deutlicher wird.

2. *Cr. vulgare* Ditm.[1])

Die im Gegensatz zu voriger Art zierlich kelchförmige Früchten (Fig. 13, II III) besitzen eine derbere, resistentere, kastanien-,nuss-,gelbbraune oder schmutzig-gelbe Färbung und sind mit Ausnahme eines schwachen Anfluges des flachen Deckels frei von Kalkauflagerungen. Der Stiel ist heller oder dunkler gelbbraun gefärbt, kaum gefaltet, das Capillitium farblos, die Sporenhaut mit feinen Wärzchen bedeckt.

Gattung 3. *Badhamia* Berkeley.

Ueber die vegetative Entwicklung der hierhergehörigen Formen fehlen noch Beobachtungen. Die Sporocysten stellen kugelige oder birnförmige, mit oder ohne Stiel versehene Behälter dar. Im Gegensatz zu *Leocarpus* ist ihre Membran einfach, dünn, auch mit Kalkeinlagerungen in Form von Körnchen ausgestattet. Sie springt bei der Reife unregelmässig auf. Das Capillitium besitzt wohl entwickelte, kalkführende Knoten und Platten von sehr unregelmässiger Form. Ein centraler Knoten erlangt bei gewissen Arten besonders grosse Dimensionen (Columella). Die Sporen besitzen relativ beträchtlichen Durchmesser (9—18 mikr.) und besitzen höchstens Wärzchenskulptur. Alle Badhamien leben in und auf todtem Holz, Zweigen, Lohe etc.

B. panicea Rost.[2])

Ihre Sporocysten sind kugelig, stets ungestielt und gewöhnlich in zierliche, niedergedrückt-maulbeerförmige, etwa 2—5 Mm. und mehr im Durchmesser haltende Gruppen zusammengestellt (Fig. 51, A), selten vereinzelt. Durch gegenseitigen Druck werden die kleinen etwa ½—1 Mm. messenden Früchtchen oft etwas abgeflacht. Ihre Membran erscheint sehr dünn, durch Gruppen von Kalkkörnchen nimmt sie ein geschecktes Aussehen an (Fig. 51, B). Die Capillitiumstränge bilden ein unregelmässiges Netz mit bald weiteren, bald engeren Maschen. Die Knoten (Fig. 51, C) sind flächenartig oder von der Form seitlich etwas zusammengedrückter Blasen (wovon man sich bei Rollung überzeugen kann). Ihre Form ist sehr unregelmässig, meistens ausgesprochen gezähnt, gezackt oder selbst schmal-gelappt. Da sie Kalkkörnchen eingelagert enthalten, so stechen sie bei schwacher Vergrösserung als kreideweisse Körper scharf gegen die schwarze Sporenmasse ab. Die braunvioletten, kugeligen oder kurz-ellipsoidischen Sporen sind glatthäutig und messen 9—13 mikr. im Durchmesser. Wurde auf Lohe beobachtet.

---

of Gr. Brit. pag. 19. Die obige Beschreibung ist nach schönen Exemplaren entworfen, die aus Rabenh.-Winter, Fungi europ. No. 674 stammen (dort unter *Cr. turbinatum* etc).

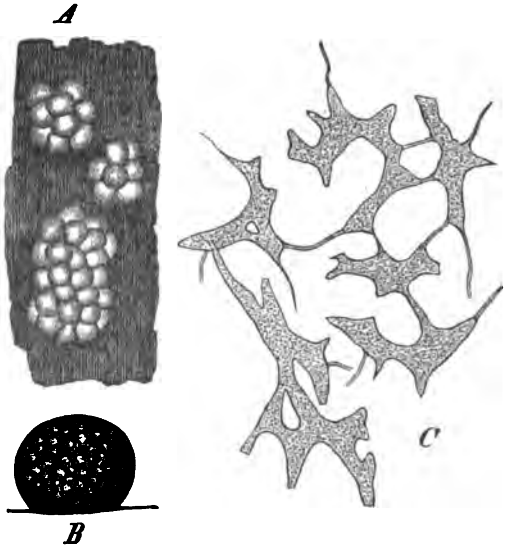
[1]) Rostafinski, Monog., pag. 118, Fig. 94 und 96. — Cooke, Myxomycetes, pag. 18.

[2]) Die vorliegende Art, die ich der Güte des Herrn Prof. Didrichsen in Kopenhagen verdanke, dürfte wohl mit *B. panicea* Rostafinski, Monogr. Fig. 116 und Cooke, Myxom. of Gr. Brit. pag. 28 identisch sein.

Gattung 4. *Leocarpus* Link.

Die Früchte sind mit doppelter Membran versehen, einer inneren allseitig geschlossenen und einer äusseren, dickeren, die sich in den Stiel, oder beim Fehlen desselben, in den Hypothallus fortsetzt. Das Capillitium ist reich netzartig verzweigt und mit unregelmässigen, kalkführenden Knoten versehen. Columella-Bildung wird stets vermisst.

1. *Leocarpus fragilis* Dick.¹)



(B. 497.) Fig. 51.

Badhamia panicea. A 10fach. Rindenstückchen mit 3 maulbeerförmigen Gruppen von Sporocysten. B 30-fach. Eine Sporocyste, durch Gruppen von Kalkkörnern gescheckt aussehend. C Stückchen des Capillitiumsystems (ca. 100fach).

Er repräsentirt einen der gemeinsten Myxomyceten, der namentlich in Kiefe wäldern auf Nadeln, Zweige Moosen, Blättern etc. ausserorde lich häufig auftritt²) Seine Pla modien, mit leuchtend gelbe Farbstoff tingirt, zeigen reiche ne artige Auszweigung und erreich oft über einen Decim. im Dur messer, auf ihm entstehen dadurc dass das Plasma sich an zahlreiche Punkten zusammenzieht, die mei dichte Gruppen bildenden Sporo cysten, welche verkehrteiförmige glänzend-gelbbraune, bald länge bald kürzer gestielte, bisweilen sitzende Körper darstellen, im Habitus an manche Trichien (*Tr. Fallax*) erinnernd. Vollkommen reife Früchtchen springen stets ziemlich regelmässig sternförmig auf, und die Lappen krümmen sich dergestalt zurück, dass das Ganze, ähnlich wie bei *Didymium Trevelyani* Grev. einer Blumenkrone gleicht, aus deren Mitte nun die bräunlichgraue Sporen- und Capillitienmasse hervorragt.

In der Wandung ist der Kalk in Form von Körnern enthalten, die violettbraun gefärbten Sporen zeigen Wärzchenskulptur und messen 12—15 mikr.

Gattung 5. *Tilmadoche* Fr.

Seine Repräsentanten fructificiren nur in stets gestielten, mit einfacher unregelmässig aufspringender, zarter Wandung versehenen Sporocysten, denen die Columella fehlt. Auf der Membran finden sich, wie in den Capillitiarknoten, Kalkablagerungen in Form spindelförmiger Körner.

1. *T. mutabilis* Rost.

Ihre kugeligen, oder von unten her etwas zusammengedrückten gummiguttgelb, gelbgrün oder orangeroth gefärbten Sporocysten stehen, auf einem relativ

---

¹) = *Leocarpus vernicosus* Link. Obs. I, pag. 25. = *Diderma atrovirens* Fries, Syst. myc. III, pag. 103.

²) In ein[illegible]eren pommerschen Kiefernwalde fand ich im April 1882 fast jeden Baum am Grun[illegible]n des *Leocarpus* besetzt.

langen dünnen, pfriemlichen, gelb bis braun gefärbten Stiel. Auch in den kalkführenden meist rundlichen, oder länglichen (nicht scharf eckigen) Capillitiarknoten ist gelber Farbstoff abgelagert, während die übrigen Theile des Capillitiums ungefärbt erscheinen. An todten Stengeln, Holz etc. nicht selten.

Gattung 6. *Fuligo* Hall.

Fructification in berindeten Aethalien. Rinde sehr kalkreich, Capillitien wohlentwickelt, mit unregelmässigen Kalkknoten.

1. *Fuligo varians* Sommerfeld[1]) = *Aethalium septicum* Link.

Tritt besonders häufig auf Lohehaufen der Gerbereien und Gewächshäuser uf (daher Lohblüthe genannt), ist aber auch sonst auf faulenden Holztheilen, amentlich auf Eichen- und Kiefernstümpfen, überall in der warmen Jahreszeit nzutreffen. Der Plasmodienzustand stellt ein reichverzweigtes Netzwerk dar, eigt gummiguttgelbe Färbung und erreicht 1 Decim. und mehr im Durchmesser. Die Plasmodien durchkriechen das Substrat und sammeln sich später zum Zwecke der Fructification an der Oberfläche desselben in Form von oft fussbreiten, rahmrtigen glänzend gelben Massen an, indem sie neben und übereinander kriechen nd ihre Zweige sich verflechten und vielfach anastomosiren. So entsteht der unge Fruchtkörper (Aethalium). Anfangs haben alle Theile des Geflechtes gleichen Bau, später aber wandert aus der peripherischen Schicht des Geflechtes alles körnige Plasma nach dem innern Theile des Fruchtkörpers, sodass nur die hyaloplasmatischen Hüllen, nebst Kalk und Farbstoff zurückbleiben, die später collabirend und eintrocknend die gelbe bis braune, selten farblose Rinde bilden.

In Folge des Zuzuges von Plasma schwellen die Plasmodienäste des Fruchtinneren nicht unbeträchtlich an, nunmehr dicht zusammenschliessend, und bald darauf sich nach dem Physareentypus ausbildend, indem sie eine Wandung, ein netzförmiges mit unregelmässigen Kalkblasen versehenes Capillitium und kuglige violettbraune Sporen erhalten. Diese Aethalien zeigen die Kuchenform und sehr schwankende Dimensionen. Oft überschreitet ihr Durchmesser kaum 1 Centim., oft geht er über drei Decim. hinaus.

Unter gewissen äusseren Bedingungen (Austrocknen des Substrates oder Kälteeinwirkungen) gehen die Plasmodien nicht selten Sclerotienbildung ein. Diese Körper stellen Knöllchen oder knotenförmige, oft gekröseartige Massen dar und sind oft ähnlich wie die Fruchtkörper, von bedeutender Grösse. Das Innere dieser, zuerst von de Bary beobachteten Körper, zeigt sich zusammengesetzt aus zahllosen, meist $\frac{1}{40}$—$\frac{1}{27}$ Millim. grossen rundlichen oder durch gegenseitigen Druck eckigen Zellen. Da der Inhalt derselben später erstarrt, so erhält das Ganze hornartig-spröde Consistenz.

Ueber das physiologische Verhalten der Plasmodien, Fruchtkörper und Sclerotien vergleiche Abschnitt 2, pag. 70 ff. 76, 79, 81—84, 87, 92.

Gattung 7. *Aethaliopsis* Zopf.

Früchte wie bei *Fuligo* in Aethaliumform, mit wenig entwickelter stark verkalkter Rinde. Capillitium sehr reich netzmaschig, und sehr reich an unregelmässigen Kalkblasen. Sporen im Gegensatz zu allen andern Calcariaceen ellipsoidisch, niemals kugelig.

---

[1]) Literatur: de Bary, Myzetocoen, pag. 68 und pag. 11. — Rosanoff, Sur l'influence de l'attraction terrestre des Plasmodes des Myxomycètes (Mem. de la Soc. des sc. nat. de Cherbourg 1868). — Stahl, Zur Biologie der Myxomyceten. Bot. Zeit. 1884. — Jönsson, Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. 1883. — Rostafinski, Monographie, pag. 134. — Reinke und Rodewald, Studien über das Protoplasma. 1881.

1. *Aeth. stercoriformis* Z.

Die Fruchtkörper (Fig. 26, VII) haben eine sehr täuschende Aehnlichkeit mit Hühnerkoth. Die von mir auf faulenden Blättern bei Berlin gefundenen Specimina sind sehr variabel in Form und Grösse. Manche zeigen nur wenige Millim., andere mehrere Centim. im Durchmesser; die meisten, grösseren sind wurstförmig, ihrer ganzen Länge nach mit breiter Basis dem Substrat aufsitzend, höckerig-uneben (Fig. 26, VII). Umgeben mit dünner, kalkreicher, kreideweisser, sehr zerbrechlicher Rinde, zeigen sie im Innern ein grauweisses Capillitium, das in seinen Knoten reich an Kalkkörnchen erscheint. Ein Hypothallus ist nur schwach entwickelt. Die ellipsoidischen braunen Sporen, mit feinen Wärzchen dicht besetzt, besitzt eine Länge von 10,5 bis 18,5 mikr. bei einer Dicke von 9,3 bis 14,5 mikr.

Fam. 2. Didymiaceen Rost.

Die Capillitien stellen stets schlanke überall etwa isodiametrische Stränge dar, welche direct von dem unteren Theile der Wandung (oder der Columella) nach dem oberen und in Richtung von Radien verlaufen oder auch parallel gestellt sind (Fig. 13). Die nicht häufigen Seitenzweige gehen in der Regel unter spitzem Winkel von den Hauptsträngen ab. Ihre Insertionsstellen sind gewöhnlich nicht erweitert. Hie und da tritt Anastomosenbildung ein. Nach dem Gesagten folgen die Didymiaceen-Capillitien dem Radientypus (pag. 43). Nur ausnahmsweise umschliessen die Stränge Kalkmassen und erscheinen dann an den betreffenden Stellen aufgetrieben (Fig. 35, A). Die Columella, wo eine solche vorhanden, ist niemals in Form einer die ganze Sporocyste durchziehenden Säule vorhanden. Kalk wird ausser in den Capillitiumsträngen noch vorzugsweise auf resp. in der Wandung, der Columella, dem Stiel oder dem Hypothallus eingelagert, entweder in Form von Krystallen oder in Körnerform. Bei weitem vorherrschend ist die einfache Sporocystenform, Plasmodiocarpien- oder auch Aethalienbildung kommt nur ausnahmsweise vor. In perpendiculärer Richtung stark entwickelte Früchtchen, wie sie die Spumariaceen zeigen, fehlen, wie es scheint, gänzlich.

Gattung 1. *Didymium.*

Bei den meisten Vertretern erfolgt die Fructification unter der Form einfacher Sporocysten, bei einigen wenigen immer, oder unter bestimmten äusseren Verhältnissen, in Gestalt von Plasmodiocarpien. Dabei erscheinen die Früchte entweder monoderm (mit nur einer Cystenhaut: Fig. 13, B) oder diderm (mit 2 Häuten: Fig. 11, I) und daher wurde letztere Form früher in die alte Gattung Diderma gestellt. Das Aufspringen der Früchte erfolgt meist unregelmässig, und nur bei wenigen Repräsentanten reisst die Membran regelmässig-sternförmig auf. *(D. Trevelyani* Grev., *D. floriforme* Bull.) Der Cysten-Haut ist Kalk auf- oder eingelagert in Form von Drusen oder Körnern, nicht aber in Schuppen. Wo eine Columella vorhanden wölbt sie sich breit, seltener als Keule in die Sporocyste hinein (Fig. 13, B). Bei einigen Arten *(D. physarioïdes* Pers. und *D. (Chondrioderma) spumarioïdes* Fr., Fig. 12, III und IV) kommt der Hypothallus (h) zu besonderer Entwicklung. (Ich ziehe hierher auch die Gattung *Chondrioderma* Rost., weil ihre Charaktere nicht zu einer Trennung von *Didymium* ausreichend sind).

1. *D. farinaceum* Schrader[1]).

Die Plasmodien dieses auf faulenden Pflanzentheilen gemeinen Mycetozoums erscheinen von zierlich baumförmiger Configuration und weisser Färbung. Bisweilen erreicht ihr Durchmesser zwei Centim. Sie fructificiren mit Vorliebe auf benachbarten Pflanzentheilen und zwar stets in Form einfacher Sporocysten. Letztere sind etwa senfkorngross, hemisphärisch, unterseits deutlich genabelt und bald länger oder kürzer gestielt oder auch völlig stiellos (Fig. 13 A, B.). Ihre einfache homogene Haut, meist durch violette Felder marmorirt, erscheint auf der Ausenfläche wie mit Mehl bestäubt, in Folge von Kalkablagerungen in Form zierlicher, meistens morgensternförmiger Drusen (Fig. 35, B). Wo ein Stiel vorhanden, ist derselbe von der Sporocyste getrennt durch eine dunkelbraune, meist convexe, als Columella sich in die Frucht hineinwölbende Haut (Fig. 13, B). Von ihr aus strahlen die dünnen, spärlich und spitzwinklig verzweigten, hier und da anastomosirenden, meist wellig gebogenen Capillitiumstränge (Fig. 13, C), die, wenigstens in manchen Früchten, stellenweis blasige Auftreibungen besitzen und dann an solchen Stellen in der Regel grössere oder kleinere Kalkdrusen von der verschiedensten Grösse und Form einschliessen (Fig. 35, A bei d). Auch der zellige Raum zwischen Columella und Stiel enthält meist Gruppen von Kalkkörnchen, während der schwarze Stiel kalkfrei zu sein scheint. Die Sporen sind braunviolett, mit Wärzchenskulptur versehen, 10 — 13 mikr. im Durchmesser haltend.

2. *D. complanatum* Batsch = *D. Serpula* Fries.[2])

Abweichend von andern Didymien besitzen die Plasmodien dieser minder häufigen Art ein hellgelbes Pigment. Die Fructification erfolgt in Plasmodiocarpien, welche aderförmige, meist verzweigte Schläuche darstellen von einfacher, oder durch Verzweigung und Anastomosenbildung unregelmässig-netzartiger Configuration, wodurch sie an *Cornuvia serpula* und *Hemiarcyria serpula* erinnern. Die Columella fehlt. Infolge vielfacher Verzweigung und Anstomosirung stellt das Capillitiumsystem ein relativ dichtes Netz dar; in den Maschen desselben finden sich, wie de Bary zuerst nachwies, die bereits auf pag. 77. besprochenen kugeligen Excretbehälter (Pigmentzellen de Bary's), die als Inhalt körnige Massen und einen gelben Farbstoff führen, während ihre Membran violettbraune Tinction zeigt. Sie erinnern an die Excretblasen von *Lycogala flavofuscum* (Fig. 23, A, i). An Grösse übertreffen sie die nur 7—8 mikr. messenden violettbraunen skulpturlosen Sporen ums Vielfache. Ueberdies stehen sie meistens mit den Capillitiumsträngen in Verband. Dass sie nicht Zellen im eigentlichen Sinne, etwa abnorm grosse Sporen darstellen, geht wie früher bereits erwähnt, daraus hervor, dass sie weder einen Kern, noch Plasma führen.

3. *D. difforme* Pers.[3])

Eine überall sehr gemeine, todte Stengel und Blätter bewohnende, auch auf Excrementen der Pflanzenfresser häufige Art, die historisch ein besonderes Interesse besitzt, insofern als an ihr zuerst die (pag. 25, Fig. 7, dargestellte) Entwicklungsweise des Fusionsplasmodiums seitens Cienkowski's demonstrirt ward.

---

[1]) Literatur: De Bary, Mycetozoen. pag. 6. 9. — Rostafinski, Monogr. pag. 153.

[2]) Literatur: Batsch, Elenchus fungorum. pag. 251, tab. 170. — Fries, Systema myc. III. pag. 126. — de Bary, Mycetozoen, pag. 9. 11. 61. Rostafinski, Monogr. pag. 151. — Cooke, Myxomycetes. pag. 30 (unter *D. complanatum).*

[3]) Literatur: de Bary, Mycetozoen, pag. 124 (unter *Didymium Libertianum).* — Fresenius, Beitr. z. Mycol. pag. 28 unter *Diderma Libertianum).* — Libert, Plant. crypt; Ardenn: fasc. III (unter *Diderma liceoides* Fr.) — Cienkowski, Das Plasmodium, Pringsh. Jahrb. III (unter *Phy-*

Die den Sporen entschlüpften Schwärmer gehen unter ungünstigen Verhältnissen einen Mikrocysten-Zustand ein (vergl. pag. 90). Unter günstigen werden sie zu Amoeben, die zu einem farblosen, reich verzweigten, baum — netzförmigen, mitunter spannengrossen Plasmodium zusammen treten. Auf ihm entstehen, durch Ansammlung der Plasmamasse an den verschiedensten Punkten, zahlreiche Sporocysten, welche stets mit breiter flacher Basis dem Substrat aufsitzen, und von oben gesehen kreisförmig, elliptisch, bisquitförmig, lirellenartig oder auch ganz unregelmässig erscheinen. Ihr grösster Diameter beträgt etwa ⅓ bis 3 Mm; indessen findet man, namentlich auf dünnen Pflanzenstengeln auch sehr häufig stark in einer Richtung verlängerte Früchtchen, die schon mehr plasmodiocarpen Charakter tragen.

Vertikalschnitte durch die Frucht (Fig. 11, I) lassen eine doppelte Wandung erkennen, eine zarte, farblose (oder am Grunde gebräunte), freie Innenhaut (s) und eine dickere, durch Incrustation mit unregelmässig eckigen Kalkstückchen weissgefärbte Aussenhaut (pr). An der Basalflächen der Sporocyste vereinigt, sind sie an der dem Substrat abgewandten Seite meist durch einen weiten Zwischenraum getrennt, höchstens am Scheitel verwachsen. Von der Basalfläche verlaufen radienartig gestellte Stereonemen, hie und da mit spitzen Winkeln verzweigt, und mit der innern Fruchtwand verwachsen. Uebrigens gehört *D. difforme* zu denjenigen Mycetozoen, bei denen häufig Reductionen des Capillitiums eintreten: in manchen Früchten wird man nur wenige Stränge in noch anderen keine Spur derselben finden. Eine Columella wird stets vermisst. Zwischen den normal kugeligen, etwa 10—15 mikr. messenden, glatten, violettbraunen Sporen, kommen häufig abnorm grosse und anders geformte vor, in deren Inhalt überdies Nahrungsreste eingeschlossen sein können (Vergl. pag. 53).

Gattung 2. *Lepidoderma* de Bary[1]).

Hierher gehören diejenigen Didymiaceen, deren Sporocysten eine eigenthümliche Form der Incrustation ihrer Fruchtwand zeigen, nämlich Bildung von regel- oder unregelmässigen Schüppchen oder Schilderchen (Fig. 35, D). Im Uebrigen machen sich besondere Unterschiede gegenüber der vorigen Gattung nicht bemerkbar. Die Früchtchen sind bald in Sporocysten (Fig. 35, D), — bald in Plasmodiocarpienform (Fig. 25, C) entwickelt, im ersteren Falle mit oder ohne Stielbildung versehen. Bei der Plasmodiocarpienform unterbleibt die Columellenbildung. Das Aufspringen erfolgt regelmässig.

Hierher gehört z. B. das in der Plasmodiocarpien-Form bekannte *L. Carestianum* Rabenh. (Fig. 25, C) mit einfacher, bis mehrere Centim. und 1—5 Millim. breiter flachpolsterförmiger Fructification, und *L. tigrinum* (Schrad) mit gestielten, halbkugelförmigen, unterseits stark genabelten Sporocysten; letzteres auf Moosen, Blättern, Holz nicht selten (Vergl. Fig. 35, D).

Fam. 2. Spumariaceen Rost.

In diese kleine Familie gehören einige Calcariaceen mit verlängerten einfachen oder verzweigten und dann zu Aethalien verbundenen Früchtchen. Letztere

---

sarum album). — Rostafinski, Monogrpahie, pag. 177 (unter *Chondrioderma).* — Cooke, Myxomyceten pag. 39.

[1]) Rostafinski, Monographie pag. 187. — Cooke, Myxomycetes, pag. 43.

werden fast in ihrer ganzen Länge von einer Columella durchzogen, welche sammt dem etwa vorhandenen Stiel als Ablagerungsstätte für Kalk dient. Von ihr aus entspringen die im Allgemeinen nach dem Radien-Typus geordneten, z. Th. an die Didymiaceen, z. Th. an die Stemoniteen erinnernden, mit braunem Farbstoff tingirten Capillitiumstränge. Die Fruchtwand zeichnet sich durch ihre Zartheit aus und enthält theilweise Kalk in Krystallen oder Körnern auf- oder eingelagert.

Gattung 1. *Spumaria* Pers.

Die Aethalien stellen strauchartig-verzweigte Körper dar; eine eigentliche Rinde, wie sie z. B. bei *Fuligo varians* und *Lycogala* vorkommt, fehlt, oder ist nur bei gewissen Formen vorhanden, doch erscheint im ersteren Falle die einfache Haut der Einzelfrüchte bisweilen stark mit Kalk incrustirt und dann etwa rindenartig. Der Gestaltung der Einzelfrüchte entsprechend geht natürlich auch die Columella Verzweigungen ein. In ihrer Verzweigungsweise erinnern die Capillitienstränge an die Didymiaceen.

1. *Spumaria alba* Bull.[1])

Die weissen Plasmodien dieser gemeinen Art kriechen in Menge zusammen, um relativ grosse, bis 2 Centim. und darüber hohe und an Zweigen oft Decimeter lange dendritische Aethalien zu bilden, deren Membran durch Kalkablagerungen schneeweisse Färbung annimmt und sehr zerbrechlich wird. Mitunter tritt, wenn die Zweige dick und kurz werden, die Strauchform zurück. Die dunkelbraunen Capillitiumstränge verzweigen sich unter spitzen Winkeln und anastomosiren hie und da. Ihre einerseits der Columella, andererseits der Wandung angefügten Enden sind schmal und farblos.

In den von mir untersuchten Fällen waren die Capillitien durch zierliche knotenförmige Verdickungen ausgezeichnet, deren andere Beobachter nicht erwähnen. Die in Menge schwarz aussehenden, unter dem Mikroscop violettbraun erscheinenden kugeligen Sporen weisen deutliche Wärzchen-Sculptur auf und messen etwa 12—15 mikr.

Gattung 2. *Diachea* Fries.[2])

Von *Spumaria* ist dieses Genus dadurch verschieden, dass die Sporocysten zierliche, einfache Früchtchen bilden, die mit deutlichem Stiel versehen sind. Hierzu kommt noch der *Comatricha*-artige Charakter des Capillitiums, der sich darin ausspricht, dass die Capillitiumstränge ziemlich auffällige Biegungen machen, sich im Allgemeinen nicht unter spitzen Winkeln verzweigen und durch sehr reiche Anastomosenbildung ein Netzwerk formiren.

1. *D. leucopoda* Bull.[3])

Die Gattung wird nur von dieser einen Species (= *Diachea elegans* Fr.) repräsentirt, deren lebhaft wandernde, milchweisse Plasmodien zierlich aderige Netze von relativ beträchtlicher Grösse (oft eine Spanne breit) bilden und mit Vorliebe auf lebende Pflanzen hinaufkriechen, um daselbst zu fructificiren. Zur Zeit dieses von Fries beobachteten Prozesses sammelt sich das Plasma an den verschiedensten getrennten Punkten, etwa ähnlich wie bei *Didymium difforme*, zu kleinen halbkugeligen weissen Tröpfchen an, die sich erheben und einen Stiel bilden, an welchem die Plasmamasse hinaufkriecht, um die cylindrische, an *Stemonitis* erinnernde Sporocyste zu bilden. Anfangs weiss nimmt sie später Gelbfärbung an, um zuletzt schwarz zu werden, während der dicke kugelige Stiel durch weisse Färbung lebhaft mit ihr contrastirt. Der ganze Apparat erreicht meist eine Länge von 2 Millim. Jene weisse Färbung des Stieles beruht auf der Einlagerung von Kalkkörnern, die sich im centralen Theile finden und diesen opak erscheinen lassen, während die ihn überziehende Haut kalkfrei und glashell bleibt. Auch in der die verschmälerte Fortsetzung des Stieles bildenden Columella erfolgt reichliche Kalkablagerung, sodass auch sie milchweiss erscheint. Von ihr aus entspringen zahlreiche braune[1] Capillitiumstränge, welche ein reichmaschiges Netzwerk von *Comatricha*-artigem Charakter bilden. Zwischen ihnen liegen die violettbraunen kugeligen, glatten, etwa 8 mikr. messenden Sporen. Im grösseren oberen Theile bildet die Sporocystenmembran ein sehr zartes, gerunzeltes, glashelles, irisirendes Häutchen, das nach der Reife bald obliterirt. Im kleineren unteren Theile tritt derbere Beschaffenheit zu Tage, hier ist meistens auch schwache Kalkeinlagerung und daher eine weissliche Färbung vorhanden. Dieser Theil bleibt dann auch, während der obere untergeht, bestehen, ähnlich wie bei den Arcyrien.

---

[1]) Fries, Systema III, pag. 94. — Rostaf., Monogr., pag. 191. — Cooke, Myxom., pag. 45.

[2]) Fries, Systema myc. III, pag. 155. —

[3]) Bulliard, Champignons de la France, pag. 121, tab. 502. Fig. 2. — Fries, Systema myc., pag. 155. — Corda, Icones V, tab. 3. — de Bary, Mycetozoen, pag. 14. — Rostafinski, Monographie, pag. 190. — Cooke, Myxomycetes, pag. 44.

II. **Amaurochaetaceen** Rost.

Sie differiren von den Calcariaceen sehr wesentlich darin, dass ihre vegetativen Zustände und demgemäss auch die Fructification keinen Kalk führen. Das Capillitium folgt dem Baumtypus (Fig. 16, B) oder dem Strauchtypus (Fig. 17, B), die im morphologischen Theile näher charakterisirt wurden.[2] Die Columellen ragen meist in Form von Säulen oder Platten in die Sporocysten oder Aethalien hinein. Capillitium, Columella, Sporen und Wandung der Früchte sind meist gleichartig und zwar (mit Ausnahme von einigen Lamprodermen) in dunklen Tönen (bräunlich bis schwarz) gefärbt.

Fam. 1. Stemoniteen Rost.

Charakteristisch ist zunächst die Fructification in einfachen Sporocysten; Plasmodiocarpien und Aethalienbildung fehlt durchaus. Ohne Ausnahme findet eine Stielbildung an den Sporocysten statt, der Stiel setzt sich als lange borstenförmige Columella in die Frucht fort. Von ihr aus entspringen in ihrer ganzen Länge zahlreiche Capillitiumstränge, wie an einem Baumstamm die Zweige (Baumtypus). Sie gehen meist reiche Verzweigung und Anastomosenbildung ein.

Gattung 1. *Stemonitis* Gleditsch.

Die Plasmodien sammeln sich zu kleineren oder grösseren, meist kuchenförmigen Massen an, welche auf dem Substrat eine dünne, meist derbe Haut (Hypothallus) abscheiden. Sodann contrahirt sich die Masse und nun tritt die Bildung von dicht gedrängten, stets cylinderförmigen Früchtchen auf), die in ihrer ganzen oder fast ganzen Länge von der Columella, dem verschmälerten Ende des Borstenform zeigenden Stieles, durchzogen werden und einen Rohrkolben *en miniature* darstellen (Fig. 28, b). Von der Columella aus gehen zahlreiche Zweige, deren letzte Verästelungen in der oberflächlichen Region der Sporocyste ein unregelmässiges Maschennetz bilden; die äussersten Aestchen, die ziemlich dünn erscheinen, stehen mit der sehr leicht vergänglichen Membran in Verbindung.

---

[1] Weisses Capillitium, wie es Rostafinski anführt, habe ich nie sehen können.

[2] pag. 45.

1. *St. ferruginea* Ehrbg.[1])

Die von Fries gesehenen Plasmodien sind citronengelb, und stellen nach de Bary unmittelbar vor dem Beginn der Fructification unregelmässig-gelappte, höckerige Körper dar, welche 1—3 Millim. dick und oft bis über 5 Centim. breit sind. Beobachtet man einen solchen Körper andauernd, so sieht man die Höcker auf seiner Oberfläche allmählich schärfer hervortreten und letztere nach wenigen Stunden mit cylindrischen, vertical stehenden Warzen dicht bedeckt: es sind die jungen Früchte, die mit zahlreichen stumpfen durchsichtigen und radial-gestreiften Papillen bedeckt erscheinen. Die Papillen dicht benachbarter Früchtchen stehen in Berührung miteinander. Später, wenn die Früchtchen den Stiel bilden, werden sie schmutzigröthlich, dann rostbräunlich oder zimmetfarben und etwa 1—1,5 Centim. hoch. Ihr schwarzer Stiel erreicht nicht selten die Länge der Sporocyste, ist aber sehr häufig kürzer als dieselbe, oft von auffallend geringer Länge. Im Gegensatz zu der folgenden Art erscheint die Sporenfärbung lebhaft schmutzig rostroth bis rostbräunlich, auch die Färbung der Capillitiumstränge weniger dunkel. An den ziemlich kleinen, nur 5,3—6,5 mikr. messenden, sehr dilurirt hellbräunlichen Sporen vermisst man ausserdem eine besondere Skulptur. Die äussersten Aestchen der Capillitiumstränge sind verbunden zu einem ziemlich engmaschigen Netzwerk.

St. ferruginea repräsentirt eine der gemeinsten Myxomyceten und ist im Sommer an faulenden Baumstümpfen von Kiefern, Pappeln etc. ausserordentlich häufig. Oft findet man die Früchtchen zu grossen, bis 6 Centim. im Durchmesser haltenden Gruppen in dichtester Form zusammengedrängt. In solchen Fällen bleiben die Fruchtstiele gewöhnlich ganz kurz.

2. *St. fusca* Roth.

Fast eben so häufig wie vorige Art und mit ihr meist an derselben Localität auftretend, unterscheidet sie sich sowohl durch die Färbung ihrer Plasmodien (sie sind weisslich) als auch durch die Färbung der Früchte, die erst weisslich, dann schmutzig-röthlich und endlich dunkelbraun (schmutzig-violett-braun) tingirt sind. Die Grösse der letzteren beträgt gewöhnlich 1—1½ Centim., einschliesslich des an Grösse wechselnden Stieles. Capillitium und Sporen weisen violettbraune Färbung auf; letztere sind grösser als bei der vorigen Art (6,5—8,5 mikr.) und mit deutlicher Wärzchenskulptur versehen.

Gattung 2. *Comatricha* Preuss.[2])

Die Sporocysten dieser der vorigen sehr nahe stehenden Gattung ahmen entweder die *Stemonitis*-Form nach oder sie sind ellipsoidisch bis kugelig (Fig. 16, A). Am oberen Theile der sich scheitelwärts verschmälernden Columella tritt eine Spaltung in mehrere, stärker als die gewöhnlichen Capillitiumelemente erscheinende, zur Wandung hin divergirende Stränge ein (Fig. 16, B).

---

[1]) Sylvae Berol., pag. 26, fig. 6. — Bulliard, Champignons de la France, tab. 477, fig. 1. *Optime!* unter *Trichia axifera* Bull. — de Bary, Mycetoz., pag. 62. — Fries, Syst. myc. III, pag. 158. — Rostafinski, Monogr. pag. 196. fig. 31—39. 41—44 u. 50. — Cooke, pag. 46.

[2]) Rostafinski, Monographie, pag. 197.

In Uebereinstimmung mit *Stemonitis* und im Gegensatz zu *Lamproderma* verzweigen sich die Capillitiumstränge unregelmässig (Fig. 16, B) und bilden durch Anastomosen Maschen, die meist nicht spitzwinklig, sondern polygonal erscheinen. Zwei häufige Arten sind:

1. *C. Friesiana* de Bary.[1])

Die bald eirunden oder ellipsoidischen, bald kugligen Früchtchen sitzen mit ihrem bald längeren (bis 6 Millim.) bald kürzeren, pfriemlichen schwarzen Stiel einem schön entwickelten hautförmigen Hypothallus auf (Fig. 16, A). Die Theilung der Columella in mehrere Stränge erfolgt gewöhnlich in der Mitte der Sporocysten oder etwas höher. An den vielfach gekrümmten und verzweigten nach der Peripherie zu unmerklich verschmälerten, violettbraun gefärbten Strängen bemerkt man vielfache zur Netzbildung führende Anastomosen (Fig. 16, B). Die Sporen sind gleichfalls braunviolett, relativ gross (etwa 8—10 mikr. im Durchmesser) und mit glatter Membran versehen.

Die Plasmodien erscheinen ohne Färbung, auch die Sporocysten sind erst weisslich, dann werden sie fleischfarben, schmutzig-rosenroth und endlich rothbraun bis violettbraun oder schwarz. An todtem Holz, besonders der Nadelhölzer, häufig.

2. *C. typhina* Roth.[2])

Diese Art ist an ihrer Stemonitis-Tracht zu erkennen, ihr Stiel ist beträchtlich kürzer als die Sporocyste; der ganze Apparat 2—4 Millim. hoch. Sporen hell violett-bräunlich, glatt 5,3—9,3 mikr. messend.

Gattung 3. *Lamproderma* Rost.[3])

Hierher gehören diejenigen Stemoniteen, deren kleine unscheinbare kugelige oder ellipsoïdische Sporocysten eine Columella besitzen, die höchstens bis zur halben Höhe des Behälters reicht und nicht zugespitzt, sondern cylindrisch oder am Ende keulig erscheint. Von dieser kurzen Columella entspringen an den verschiedensten Punkten schmale Capillitiumstränge, die sich ziemlich regelmässig und zwar unter spitzen Winkeln gabeln und an den verschiedensten Stellen, insbesondere aber an der Peripherie der Cyste anastomosiren. Die Haut der Sporocyste, obwohl sehr dünn, zeigt doch eine etwas grössere Resistenz als bei *Comatricha* und *Stemonitis*, und ist ausserdem durch auffälligen metallischen Glanz ausgezeichnet.

1. *L. violaceum* (Fr.)[4]).

Die Früchte, die meist in kleinen oder grösseren Gruppen einem gemeinsamen häutigen, bisweilen nicht deutlich entwickelten, bräunlichen, irisirenden Hypothallus aufsitzen, sind mit Stiel nur 1—1½ Millim. hoch. Auf einem pfriemlich zugespitzten schwarzblauen, an dem erweiterten Grunde in den Hypothallus übergehenden feinen Stiel sitzen kugelige, an der Basis deutlich abgestutzte oder genabelte Sporocysten von ½—¾ Millim. im Durchmesser und von stahlblauer oder violetter bis tief blauschwarzer Färbung. Ihre zarte vergängliche Wandung irisirt gewöhnlich schön, wie ein Taubenhals. Sie umschliesst das ungefärbte reich verzweigte Capillitiumsystem und violettbraune (in Masse schwarz aussehende) sehr fein punktirte, 7,5—9,3 mikr. messende kugelige Sporen. Fructificirt mit Vorliebe auf Moosen und Grasblättern, auf letzteren mit schön entwickeltem Hypothallus.

---

[1]) in Rabenh., fung europ. No. 568. — Rostafinski, Monogr. pag. 199.

[2]) Rost. l. c. pag. 197.

[3]) Von λαμπρὸς glänzend, schillernd, irisirend und τό δερμα die Haut.

[4]) Systema myc. III, pag. 162. — Rostafinski, l. c., pag. 204. — Cooke, l. c., pag. 50.

2. *L. columbinum* Pers.[1])

Von der vorigen weicht diese Art ab erstens durch die Birnform ihrer etwa ½—¾ Millim. hohen Sporocysten[2]), die auf einem ziemlich langen (1^1 Millim. messenden) derben dunklen Stielchen stehen und rauchbraun oder violettgrau gefärbt sind und bei schwacher Vergrösserung sehr schön irisiren (nach Art eines Taubenhalses, daher *L. columbinum*). Ein zweiter Unterschied liegt in der braunen Färbung der Capillitien, nur die peripherischen Aestchen ermangeln derselben. Die Sporen fand ich von sehr wechselnder Grösse (6,6—13,3 mikr.); sie sind braunviolett und mit zierlicher Wärzchenskulptur versehen. Kommt gleichfalls an Moosen vor.

3. *L. physarioïdes* A. und S.

Von den vorigen im Wesentlichen durch die kurze keulig-angeschwollene Columella verschieden, mit exact kugeliger auf schlankem Stiel stehender metallisch glänzender Cyste, violettbraunem Capillitium unter der Oberfläche dichter verzweigtem Capillitium und hellbraunem 12—14 mikr. messenden Sporen. An Stümpfen von Coniferen.

Fam. 2. Enerthenemeen Rostafinski.

Wie bei den Stemoniteen finden wir auch bei den Enerthenemeen im Gegensatz zu den Reticulariaceen und Brefeldiaceen wohl entwickelte Stielbildung, die als Columella die Sporocyste in ihrer ganzen Länge durchzieht. Das Ende dieser Columella aber besitzt eigenthümlicher Weise eine hautartige, discusförmige Verbreiterung. Während ferner bei den Stemoniteen die Capillitienstränge auf der ganzen Länge der Columella entspringen, sind hier die Insertionsstellen auf den Discus localisirt. Von ihm aus gehen die Stränge radienförmig aus und verzweigen sich unter spitzen Winkeln. Das Capillitumsystem gehört also dem Radientypus an.

Gattung 1. *Enerthenema* Bowman[3]).

Die Sporocysten sind kugelig, fein gestielt, die Capillitiumstränge gabelig nicht sehr reich verästelt, theilweis durch Anastomosen spitzwinkelige Maschen bildend.

1. *E. papillata* Pers.[4])

Die Plasmodien dieser todtes Holz bewohnenden, nicht häufigen Art sind weisslich. Die Anlagen der Sporocysten treten nach de Bary auf als zerstreute weissliche halbkugelige Körperchen. Im Centrum der Basis beginnt die Bildung eines nach oben sich verschmälernden Stieles, an dem die Plasmamasse hinaufkriecht und sich zur Kugel formt. Durch die Schwere derselben wird der Stiel gebogen, später streckt er sich wieder. Die Membran der Sporocyste setzt sich auch über den Stiel nach der Basis hin fort. Am Scheitel der Frucht ist gewöhnlich eine Papille vorhanden. Die Capillitiumfäden entspringen vom Rande und der Unterseite der scheiben- oder flachtrichterförmigen apicalen Verbreiterung des Stieles. Die Sporen sind kugelig, allseitig verdickt und skulpturlos.

---

[1]) Fries, Syst. III, pag. 135 unter *Physarum bryophilum*. — Rost., Monogr., pag. 203.

[2]) In den mir zu Gebote stehenden Sammlungen habe ich nie kugelige Früchte gesehen, wie sie Rostafinski anzeigt.

[3]) Bowman, Transactions of the Linnean Society. London, Vol. XVI, part II (1830), pag. 151, pl. XVI.

[4]) de Bary, Mycetozoen, pag. 18 und pag. 68. — Rostafinski, Monographie, pag. 209. Cooke, Myxomycetes of Gr. Brit., pag. 51.

2. *E. Berkeleyana* Rostaf.[1]) ist von der vorigen Art wesentlich nur durch die Eigenthümlichkeit verschieden, dass die Sporen zu mehreren in Gruppen vereinigt sind und dorsiventralen Bau zeigen, der sich darin ausspricht, dass die eine Hälfte deutlich verdickt und warzig die andere unverdickt und glatt ist. Hierdurch erinnert die Sporenform entschieden an *Reticularia Lycoperdon* Bull.

Fam. 3. Reticulariaceen Zopf.

Die Fructification wird ausnahmslos repräsentirt von Aethalien (Fig. 17, AC), die aus zahlreichen, verlängerten Einzelfrüchten bestehen. Bei der Reife sind letztere nicht mehr zu unterscheiden, da sie der Membran entbehren. Ueberzogen ist der ganze Fruchtkomplex von einer papierartigen Haut, die auch an dem Basaltheile entwickelt ist. Von dieser Basalhaut (Hypothallus) erheben sich, wie schon Fries sah, an vielen Punkten Capillitiensysteme (Fig. 17, A), gebildet aus an der Basis sehr breiten und flachen Strängen, die nach der oberen Wandung zustrebend in der Regel unter spitzen Winkeln abgehende vielverzweigte und anastomosirende Aeste bilden (Fig. 17, B). Die Winkel der Zweige namentlich die unteren zeigen gewöhnlich stark entwickelte Schwimmhautform. Die den Einzelfrüchtchen entsprechenden Capillitiumsysteme stehen untereinander durch Anastomosen in Verbindung. Dem Hypothallus eingefügte Basaltheile der Capillitiumstränge (Fig. 17, B) hat Rostafinski, weil sie, wie schon Fries sah, der Regel nach in Form breiter Platten auftreten, als Columella-ähnliche Bildungen bezeichnet.

Im Gegensatz zu den nur eine Columella führenden Stemoniteen und Enerthenemeen würden also die Reticulariaceen zahlreiche Columellen besitzen.

Gattung 1. *Amaurochaete* Rost.

Ein durchgreifender Unterschied zwischen dieser und der folgenden Gattung liegt eigentlich nur darin, dass die Spore vollkommen kugelig ist und insbesondere allseitige Verdickung und allseitige Wärzchenskulptur zeigt, ein minder wichtiges Merkmal bietet die sehr dunkle Färbung der Hülle sowohl, wie des Capillitiums und der Sporen.

Die einzige Species *A. atra* Alb. und Schw.[2]) (Fig. 17, AB) lebt wie es scheint nur an noch ziemlich frischen Kiefernstümpfen und gefälltem Kiefernholz und ist im Sommer und Herbst in Deutschland überall gemein. Auf der Oberseite des Substrates sitzend nehmen die relativ grossen ½ bis 3 Centim. und darüber breiten Aethalien Halbkugel-, Polster- oder Kuchenform an, während sie an der Unterseite der Stämme entstehend mitunter kreiselförmig oder kurz-birnförmig erscheinen. Häufig hängen 2 oder mehrere Aethalien fest zusammen. Ueberkleidet sind sie mit einer papierartigen, dünnen glänzend schwarzen Haut, die auch an der dem Substrat zugekehrten Seite dieselbe Beschaffenheit trägt (Hypothallus). Fries sah, dass die jüngsten Zustände der Aethalien weiss waren, dann ins schmutzig Gelbliche, Braunrothe, Braune und endlich ins Schwarze übergingen. In den von mir beobachteten Fällen waren die Aethalien erst weiss, dann schwarz rosenroth, bald darauf schwach violett, dann violettbraun und endlich glänzend schwarzbraun.

---

[1]) Rostafinski, Monographie, Suppl. 29. — Cooke, Myxomycetes, pag. 51.

[2]) = *Reticularia atra* Fries, Syst. Myc. III, pag. 86. Daselbst ganz treffliche Charakteristik der Art. — Rostafinski, Monogr. pag. 210. Cooke, The Myxom. of Gr. Br. pag. 52.

Die übrigens sehr zerbrechliche Hülle der Aethalien löst sich durch einen basalen Querriss gewöhnlich in einem Stück ab und nun werden die schwarzen warzigen Sporen überall hin verstreut, während die schwarzen Capillitiensysteme auf dem Hypothallus noch lange Zeit als starre Gebilde stehen bleiben.

Gattung 2. *Reticularia* Bull.[1]

Die Dorsiventralität der Sporen und die hellbraune Färbung von Fruchtstand, Capillitium und Sporen bilden die unterscheidenden Merkmale gegenüber dem Genus *Amaurochaete*.

R. Lycoperdon Bull., der einzige Vertreter, bewohnt Baumstämme (Eichen, Birken, Erlen, Tannen). Seine Fruchtkörper sind von wechselnder Form und Grösse, bald flach-, bald gewölbt-polsterförmig (Fig. 17, C), dann der *Amaurochaete atra* sehr ähnlich, bald von Gestalt des *Lycogala flavo-fuscum* (Fig. 26, V). (*Lycoperdon*-artig), 1—7 Centim. und darüber im grössten Durchmesser. Bedeckt sind die Aethalien von einer papierartig dünnen aber doch haltbaren, glatten oder schwachwarzigen Rinde, deren Färbung silberig-hellbraun oder auch dunkler braun erscheint. Sie springt bei der Reife unregelmässig auf. In der Färbung stimmen die Capillitien mit der Sporenmasse, die hellbraun erscheint, überein.

An den nicht ganz kugeligen Sporen fällt der dorsiventrale Bau auf (Fig. 17, D). Die eine meist grössere Hälfte der Membran ist nämlich nicht sowohl deutlich verdickt, sondern auch mit besonderer wärzchenförmiger Skulptur und deutlichem gelbbraunen Colorit versehen, während die andere Membranhälfte weder Verdickung noch Bräunung, noch Skulptur zeigt. Ueberdies treten die Sporen in geringerer oder grösserer Zahl zu kleineren oder grösseren, rundlichen oder unregelmässigen Gruppen zusammen (Fig. 17, E) und ordnen sich dabei meist so, dass die verdickte Hälfte nach aussen, die unverdickte nach innen zu liegen kommt. Sie liegen aber keineswegs nur lose beisammen, sondern stehen mit einander in Verbindung und zwar gewöhnlich durch einen kleinen Isthmus von erstarrtem Plasma (Fig. 17, D).[2]

Unterordnung 2. Coelonemeen.

Familie 1. Trichiaceen Rost.

Die Eigenartigkeit der Vertreter dieser Familie beruht wesentlich auf den morphologischen Eigenschaften des mechanischen Systems und prägt sich in erster Linie aus in der Skulptur der Capillitienröhren. Dieselbe tritt nämlich auf in Form von zierlichen Spiralleisten, mit welchen bei gewissen Repräsentanten noch Erhabenheiten von anderer Form (Längsleisten, welche die Spiralumgänge verbinden, oder auch stachelartige Protuberanzen) combinirt erscheinen (Vergl. Fig. 21 und Text).

Im Uebrigen steht das mechanische System auf einer niedrigeren Stufe der Ausbildung, als bei der folgenden Familie (den Arcyriaceen). Während nämlich letztere ein wohlentwickeltes Netzsystem besitzt, kommt es bei den Trichiaceen überhaupt nicht zu einer ausgeprägten Netzbildung; denn die langen, nur weni verzweigten Röhren der Hemiarcyrien weisen nur sehr spärliche Anast mosen auf, und bei den Trichien bleiben die zahlreichen kurzen Capillitium-röhren sogar gänzlich isolirt. Ihre Entstehungsweise, von STRASSBURGER ermit, wurde bereits im morphologischen Theile (pag. 48) besprochen.

---

[1] Bulliard, Champignons de la France tab. 446 und 476. (Gute Abbildungen). — Fries, Syst. myc. III, pag. 87. — Rost. Monogr., pag. 240. — Cooke, Myxom., pag. 60.

[2] Die Gruppenbildung und die Art der Verbindung der Sporen scheint bisher nicht beobachtet zu sein.

In Bezug auf ihre Function dürfen die Trichiaceen-Capillitien als Analoga der sogenannten Schleuderzellen (Elateren) der Lebermoose, sowie der Capillitien der Gastromyceten angesprochen werden, also als Organe, welche der Sporen-ausstreuung dienen. Sie sind nämlich stark hygroscopisch und machen seh energische, drehende Bewegungen, zu denen sie durch ihre zarte, elastische Membr und durch ihre Spiralleisten besonders befähigt werden. (Vergl. pag. 94).

Von Fruchtformen werden erzeugt: die einfache Sporocyste und das Plas-modiocarp, während die Aethalienform fehlt. Jene lassen stets die Col-mella vermissen. Kalkausscheidungen scheinen bei der Fructification nicht vor kommen.

Gattung 1. *Hemiarcyria* ROSTAF.

Der Hauptcharakter der Gattung spricht sich im Capillitium aus. Dasselb besteht aus Röhren, welche länger sind, als die der Trichien und durch spärlich auftretende Anastomosen unter einander verbunden erscheinen zu einem weit-läufigen Netz. Ihre Enden sind entweder frei endigend oder mit dem Stiel-Inhal in Verbindung stehend. Die Früchte treten als gestielte Sporocysten auf (Fig. 12, II) oder als Plasmodiocarpien. (Fig. 25 B).

1. *H. serpula* SCOP.[1])

Allem Anschein nach fructificirt diese nach FRIES mit lebhaft gelben Plasmodien versehene Art ohne Ausnahme in Plasmodiocarpien. Letztere stellen äusserst zierliche vielgestaltige Adersysteme dar, die in der Regel durch Anastomosenbildung zu losen, unregelmässigen oder regelmässigen Netzen werden (Fig. 25 B), sonst aber auch einfache oder wenig verzweigte, gebogene Stränge bilden. Die von mir gesehenen hielten ein bis mehrere Centimeter im Durchmesser, während die Strangdicke etwa einem Pferdehaar entsprach. Durch ihre lebhaft goldgelbe oder orangene Färbung contrastiren sie lebhaft mit dem durch morsches Holz, Blätter, Zweige etc. gebildeten Substrat. Die zarthäutige, auf der Rückenlinie der ganzen Länge nach unregelmässig aufspringende Membran umschliesst die goldgelbe Masse des Capillitiums und der Sporen. Letztere erinnern durch ihre Netzskulptur einerseits an *Trichia chrysosperma*, andererseits durch Engmaschigkeit an *Cornuvia serpula*, nur mit dem Unterschiede, dass hier die Maschen regelmässiger und enger erscheinen. Der Durchmesser der übrigens kugeligen Sporen beläuft sich auf 10,6—13,3 mikr. An den erheblich geringeren Durchmesser (5,3 bis 6,5 mikr.) zeigenden, relativ sehr langen (einige Millim.) an den Enden plötzlich zugespitzten oder gerundeten, schwefelgelben Capillitiumröhren bemerkt man nur spärliche, hie und da aber auch öftere Gabelung. Die Röhren bilden vielfach Schlingen und sind mit 3—4 schmalen Spiralleisten ausgestattet, deren Zwischenthäler das Drei- bis Vierfache der Breite von jenen erreichen. Von den Spiralleisten gehen unter nahezu rechtem Winkel spitzstachelartige Fortsätze aus, deren Länge $\frac{1}{2}$ oder $\frac{1}{3}$ des Röhrendurchmessers beträgt. (Aehnlich wie in Fig. 25, IV).

---

[1]) FRIES, Systema myc. III, pag. 188 (unter *Trichia serpula)*, — CORDA, Icones. VI. pag. 13 Tab. II, Fig. 34 (unter *Hyporrhamma reticulatum)*. — WIGAND, Zur Morphologie und Systematik der Gattungen *Trichia* und *Arcyria* (PRINGSH. Jahrb., pag. 40). — ROSTAFINSKI, Monogr., pag. 266 (Fig. 200, 227 und 228). — COOKE, Myxom., pag. 68.

2. *H. rubiformis* PERS.[1])

Die gestreckt-kreiselförmigen, bisweilen fast cylindrischen, seltener birnförmigen (Fig. 12, II) Sporocysten dieser Art zeigen dunkelrothbraunes bis schwarzbraunes Colorit und meistens metallischen Glanz. Sie gehen allmählich in einen bald kürzeren, bald längeren Stiel über. In der Regel sind die Stiele zweier oder mehrerer Früchte zusammengewachsen, bisweilen auch die Früchte selbst. Bei der Reife entsteht ein wenig unterhalb des Scheitels ein Querriss, durch welchen ein deckelartiger Theil abgesprengt wird, den das sich streckende Capillitium dann in die Höhe hebt. Letzteres, von schön rothbrauner Färbung, besteht aus sehr langen, nur hie und da durch einen Seitenzweig anastomosirender Hohlröhren. Die Spiralbänder, zu 2—4 vorhanden, sind hie und da mit Stacheln versehen und durch Zwischenräume getrennt, welche das Doppelte ihrer Breite betragen (Fig. 21, IV). In Masse erscheinen die Sporen von der Färbung der Capillitien. Sie messen 10—12 mikr.

Gattung 2. *Trichia* HALL.

Die Trichien sind vor den Repräsentanten der Gattungen *Hemiarcyria* und *Prototrichia* dadurch ausgezeichnet, dass ihre Coelonemata weder untereinander, noch mit der Wandung in Verbindung stehen, vielmehr ganz frei sind. Damit hängt der Umstand zusammen, dass die Röhren an beiden Enden zugespitzt sind. Bei der Mehrzahl der Arten treten sie in einfacher, cylindrischer oder spindeliger Gestalt auf, bei *Tr. fallax* dagegen kommen auch verzweigte Capillitienröhren vor. Der Regel nach besteht die Skulptur bloss aus Spiralleisten, nur ausnahmsweise treten auf letzteren stachelartige Erhabenheiten auf *(Tr. Jackii)*, oder feine Längsleisten verbinden die Spiralen *(Tr. chrysosperma)*. Wo ein Stiel vorhanden, geht seine mit Sporen oder organischen Massen erfüllte Höhlung entweder continuirlich in den Cystenraum über *(Tr. fallax)*, oder er ist durch eine Querhaut von diesem abgetrennt.

1. *Tr. fallax* PERS.[2])

Die Plasmodien dieser gemeinen, auf faulenden Baumstümpfen und morschen Brettern häufigen Art sind schön mennigroth gefärbt. Aus ihnen entwickeln sich Gruppen von keulen-, kreisel- oder birnförmigen, länger oder kürzer gestielten, $1\frac{1}{2}$—5 Millim. hohen, in den jüngsten Stadien mennigrothen, später strohgelben, ockergelben oder hell olivenbräunlichen Sporocysten.

Abweichend von allen übrigen Trichien besitzt die Art anstatt cylindrischer Capillitiumröhren spindelförmige, die in eine lang ausgezogene, skulpturlose, solide Spitze auslaufen. Dazu kommt das, wenigstens in manchen Fruchtexemplaren häufige Auftreten von verzweigten Capillitiumröhren. Die Entstehung derselben wurde neuerdings von STRASSBURGER genauer erforscht (vergl. pag. 63). Die Spiralen treten in der Dreizahl auf und springen wenig über die Oberfläche hervor. An den etwa 10—14 mikr. messenden Sporen ist eine feine Wärzchenskulptur wahrzunehmen. Oft werden auch in der Höhlung des Stieles, die (wie bei anderen Trichien) durch eine Membran von der Cyste geschieden Sporen und Capillitien erzeugt, im andern Falle füllen die Stielhöhlung Klümpch organischer Substanz aus. Ueber Bau und Entstehung der Cystenwand ve pag. 62.

---

[1]) DE BARY, Mycetozoen, pag. 25 (unter *Trichia rubif.)*. — ROSTAFINSKI, Monog., pag. 262. — COOKE, Myxomycetes, pag. 67.

[2]) ROSTAFINSKI, Monogr., pag. 243. — COOKE, Myxomycetes, pag. 61. — STRASSBURGER, Zur Entwicklungsgeschichte der Sporangien von *Trichia fallax*. Bot. Zeit. 1884. — WIGAND, Zur Morphologie und Systematik der Gattungen *Trichia* und *Arcyria* (PRINGSHEIM's Jahrb. III).

2. *Tr. varia* Pers.[1])

Diese gleichfalls sehr häufige, insbesondere Baumstümpfe bewohnende Spe producirt einfache Sporocysten von variabler Gestalt. Dieselben treten bald sitzender, bald in gestielter Form auf. Im ersteren Falle zeigen sie Kugel-, H kugel-, Ei-, Nieren- oder Wurstform, im letzteren erscheinen sie birn- oder kre förmig. Meist weisen sie strohgelbe bis gelbbraune Färbung auf, die am Stie der Regel dunkler ist, oft ins Schwärzliche gehend. An den normal stets c drischen, unverzweigten Capillitiumröhren sind nur zwei Spiralen vorhanden, zugespitzte Ende erscheint nur etwa 2—3mal so lang als der Durchmesser Röhre. In Form und Grösse stimmen die Sporen mit denen der vorigen überein. Wo ein Stiel vorhanden, ist derselbe in seiner Höhlung mit unre mässigen Klümpchen organischer Substanz erfüllt.

3. *Tr. chrysosperma* Bull.[2])

Ihre stets ungestielten Sporocysten stellen winzige etwa $\frac{1}{5}$—$\frac{1}{2}$ Millim. Durchmesser haltende, schön gummiguttgelbe bis goldgelbe, meist zu Hunde dicht zusammensitzende Kugeln dar. Die Capillitiumröhren bieten cylindris Form dar und sind mit plötzlich zugespitzten, ca. 4—5 mikr. messenden, soli fingerförmigen Enden versehen. Sie sind meistens kurz, dabei unverzw 4—5 mikr. dick und mit 3—5 nur wenig über die Oberfläche hervortreten Spiralfalten versehen. Durch feine, brückenartige, in der Richtung der Lä achse der Röhre orientirte Verbindungsleistchen erhält die Skulptur der Röh einen besonderen Charakter (Fig. 21, III). Normale Sporen sind kugelig o ellipsoïdisch, etwa 11—15 mikr. messend und mit kräftig entwickelten leistenarti Erhabenheiten versehen, welche wenige grosse, meist unregelmässige Netzmasch darstellen. Häufig sind in manchen Früchten abnorm grosse (bis 60 m messende) Sporen von ellipsoïdischer bis stumpfeckiger Gestalt zu finden. ihnen tritt die Netzskulptur meistens zurück. Erfüllt sind dieselben von dichte körnigen Plasma und glänzenden, fettartigen, grösseren Körpern.

Familie 2. Arcyriaceen Rostafinski.

Als eine der Haupteigenthümlichkeiten dieser Familie dürfte zunächst d Umstand hervorzuheben sein, dass das Capillitium im Gegensatz zu den Tr chiaceen aus einer einzigen, vielfach verzweigten und vielfach anast mosirenden, daher netzförmigen Hohlröhre besteht. Die Verzweigu erfolgt bei *Arcyria* und *Cornuvia* nach dem eigentlichen Netztypus, bei *Lycog* entspricht die Anordnung der Zweige mehr dem Strauchtypus. Der Durchmess der Röhren derselben Frucht ist entweder wie bei den Trichiaceen im Wesen lichen überall der gleiche *(Arcyria, Cornuvia)* oder aber sehr ungleich *(Lycogale* Betreffs der Skulptur der Röhren ist ein weiterer Unterschied gegenüber de Trichiaceen zu constatiren, der darin liegt, dass die Bildung von Spiralleisten stets unterbleibt. Von den Reticulariaceen unterscheiden sich die Arcyriaceen durch den Mangel columellaartiger Bildungen.

---

[1]) Rostaf., l. c. pag. 251. — Cooke, Myxomycetes, pag. 63.

[2]) Rostafinski, Monogr., pag. 255. — Cooke, Myxomycetes, pag. 64. — de Bary, Mycetozoen, pag. 26. — Wigand, l. c.

1. *Arcyria* Hill.[1])

Die Plasmodien der Arcyrien leben in faulendem Holz, dessen Elemente sie in Form eines nach allen Richtungen entwickelten, meist ungefärbten (z. B. *A. punicea* Pers. und *cinerea* Bull. nach eigenen Beobachtungen), mit feinen Zweigen versehenen Netzen durchziehen. Sie kriechen dann an die Oberfläche des Substrats, wo sie in Form von Schleimtröpfchen zur Erscheinung kommen. Diese fliessen zu einem breiten, flachen Körper zusammen, dann accumulirt sich das Plasma an einzelnen Punkten zur Bildung der Sporocysten. Letztere sind stets einfach, niemals Plasmodiocarpien oder Aethalien. Dabei erscheinen sie von regulärer Form, meist cylindrisch, kurz keulenförmig oder eiförmig, seltener kugelig, immer von einem Stiel getragen, der bald in gestreckter (*A. punicea* Pers., *A. pomiformis* Roth, *A. cinerea* Bull.), bald (wie bei *A. incarnata* Pers. und *A. nutans* Bull.) in reducirter Form auftritt. Er stellt eine von unregelmässig-längsrunzeliger Haut gebildete Hohlröhre dar, die an der Basis eine scheibenförmige Erweiterung erfährt.[2]) Ihre Höhlung ist der ganzen Ausdehnung nach ausgefüllt von zellähnlichen, in mehrere Reihen eng an einander gelagerten, intensiv gefärbten, nach der Basis an Grösse zunehmenden Gebilden von grösseren Dimensionen als die Sporen (Fig. 12, I). Durch Druck lassen sie sich leicht isoliren. Durch allmähliche Erweiterung nach oben hin geht die Stielhaut in die Haut des Sporenbehälters über. Dieselbe zeigt im oberen Theile grosse Zartheit und in Folge dessen grosse Vergänglichkeit, in der unteren Partie dagegen erscheint sie dicker, im frischen Zustand deutlich geschichtet, oft mit besonderen, nach innen vorspringenden Erhabenheiten und Längsfalten versehen. (Bei *A. nutans* z. B. mit netzartig-verbundenen Leisten, bei *A. punicea* mit spitzen Zähnchen oder Wärzchen, bei *A. affinis* Rostafinski mit dicht gestellten Stachelchen.) Die untere Region der Membran geht entweder ganz allmählich und unter Aufgeben der Verdickungen in die obere über (*A. incarnata, nutans*), oder aber beide sind ziemlich scharf gegen einander abgesetzt (*A. punicea, A. cinerea*). Im letzteren Falle erfolgt ein Aufspringen der Wandung in einem Querriss, der immer mit jener Grenzlinie zusammenfällt; während nun das obere fingerhutförmige, zarte Membranstück bald in seiner Totalität oder in Stücken abfällt und verschwindet, bleibt das untere noch sehr lange Zeit in Form eines Bechers vorhanden. Im ersteren Falle dagegen zerreisst der obere Theil der Membran der Länge nach in unregelmässige Lappen.

Die weitaus charakteristischste Eigenthümlichkeit ist im Baue des Capillitiums zu suchen. Dasselbe besteht, wie schon aus Wigand's und de Bary's Untersuchungen hervorgeht, aus derbwandigen Röhren, welche auf dem Durchschnitt kreisförmig, oder (wie bei *A. ferruginea* Sauter) stumpfdreieckig erscheinen und überall ungefähr gleichen Durchmesser besitzen. In letzterem Moment liegt ein Merkmal der Unterscheidung von *Lycogala* und der Uebereinstimmung mit *Cornuvia*. Durch die Art ihrer mit reicher Anastomosenbildung verbundenen Verzweigung repräsentiren die Capillitien den reinsten Netztypus. Eine Verzweigung nach dem Strauchtypus, wie wir ihn bei *Lycogala* vorfinden, kommt niemals vor. An der Insertionsstelle der Zweige und Anastomosen machen sich ferner keinerlei Anschwellungen bemerkbar. Die Frage, ob das Capillitium in jeder Sporocyste immer nur eine einzige continuirliche Röhre bildet oder aber aus mehreren Röhren entsteht, dürfte im ersteren Sinne zu entscheiden sein, obschon es ab und zu vorkommt, dass, wie de Bary zuerst für *A. cinerea* zeigte, im Grunde der Frucht noch andere Röhren entstehen, welche aber sehr kurz und unverzweigt bleiben, also rudimentären Charakter behalten. Die Capillitien sind theils nur dem unteren Theile der Sporocyste, theils auch der oberen Seitenwand angeheftet, hier aber gewöhnlich nur an wenigen, dort an vielen Punkten. Sie gehen übrigens oft zwischen die Zellen des Stieles hinein.

---

[1]) Literatur: de Bary, Mycetozoen, pag. 20 und an anderen Stellen. — Wigand, Zur Morphologie und Systematik der Gattungen *Trichia* und *Arcyria* (Pringsh. Jahrb. III). — Rostafinski, Monographie, pag. 270. — Cooke, The Myxomycetes of Great Britain, pag. 69.

[2]) Bei *A. digitata* sind nach Rostafinski mehrere Stiele zu einem Bündel verwachsen.

In hohem Maasse charakteristisch sind ferner die zierlichen Erhabenheiten, welche die Oberfläche der Capillitiumröhren bedecken. Da sie fast bei jeder Species in ganz besonderer Form und eigenartiger Anordnung auftreten, misst man ihnen von jeher einen besonderen diagnostischen Werth zu. Der Gestalt nach unterscheidet man leistenartige, wärzchenförmige und stachelige Erhabenheiten; die Leisten stellen gewöhnlich Halbringe dar. Bezüglich der Anordnung herrscht meistens eine gewisse Regelmässigkeit. Wo Leisten vorkommen, stehen diese bald isolirt und dann senkrecht zur Längsachse des Fadens gelagert, meistens in spiraliger Richtung (*A. punicea*, Pers.); bald netzförmig verbunden (*A. ferruginea* Sauter, *A. dictyonema* Rost.). Die Wärzchen (wie sie bei *A. cinerea* Bull. und *Friesii* Berk. und Br. vorkommen) und Stacheln (wie sie für *A. Oerstedtii* Rost. charakteristisch sind) zeigen keine besonders reguläre Anordnung, sind vielmehr zerstreut; nur bei *A. nutans* sind sie in diagonale Bänder geordnet. Mitunter tritt eine Combination zweier Erhabenheitsformen auf; so stehen zwischen den leistenförmigen Halbringen der *A. punicea* oftmals Stacheln oder Wärzchen; so kommen ferner bei den dreiseitigen Röhren der *A. ferruginea* an der einen Seite quergehende Leisten, an den beiden andern ein enges Netzwerk von Leisten vor; während bei *A. dictyonema* Netzleisten und Stacheln so combinirt sind, dass letztere auf den Ecken der Maschen stehen. Bei mehreren Arten (*A. cinerea* Bull. und *A. Friesii* Berk., *A. Oerstedtii* Rost. und *A. punicea* Pers.) tritt der Fall ein, dass gewisse Partien des Capillitiums und zwar die basalen, ganz skulpturlos bleiben[1]).

Die Sporen erscheinen stets kugelig und glatthäutig, für sich betrachtet fast farblos, in Menge beisammen von derselben Farbe wie Capillitium und Fruchtwand.

Was die Pigmentirung der Früchte betrifft, so gehören die Farbstoffe, wie es scheint, ausschliesslich der rothen und gelben Reihe an. Ob die plasmodialen Zustände bei dieser oder jener Art gleichfalls tingirt auftreten, oder ob sie überall, wie bei *A. punicea*, und *A. nutans*, farblos erscheinen, bleibt noch festzustellen.

1. *A. nutans* Bull.[2])

Ausgezeichnet durch schlanke cylindrische 6—8 Millim. lange und 1—1½ Millim. dicke, sehr kurzgestielte nickende Früchtchen von gelber oder gelbbräunlicher Färbung (in der Jugend weiss, wie die Plasmodien).

---

[1]) Vergleiche betreffs der Skulptur des Capillitiums noch Wigand, Zur Morphologie und Systematik der Gattungen *Trichia* und *Arcyria* (Pringsh. Jahrb. III., de Bary, Mycetozoen, pag. 21, und die Abbildungen in Rostafinski's Monographie.

[2]) Champ. de la France, tab. 502, fig. III. — Rostaf., Mongr., pag. 277. — Cooke, Myxom., pag. 72.

2. *A. punicea* PERS.[1])

Cysten eiförmig, deutlich gestielt, anfangs weisslich, dann hellziegelroth, später dunkelziegelroth, rothbraun, nussbraun oder gelbbräunlich, etwa 2—3 Millim. hoch (ohne Stiel), 1—1½ Millim. breit. Plasmodien nach BULLIARD's und eigenen Beobachtungen farblos.

3. *A. incarnata* PERS.

Früchtchen eiförmig bis cylindrisch, etwas grösser als bei der vorigen Art, 4—6 Millim. hoch, 1½—2 Millim. dick, deutlich gesticlt, aufrecht, fleischroth, rosenroth, purpurroth oder braun, in der Jugend weiss, wie die Plasmodien.

Ueber die Beschaffenheit des Capillitiums dieser 3 Arten siehe den Gattungscharakter.

Gattung 2. *Cornuvia.*[2])

Schon habituell weichen die hierhergehörigen Arten von den übrigen Arcyriaceen darin ab, dass ihre relativ kleinen Sporocysten in wechselnder, meist irregulärer Gestalt, bisweilen auch in Kugelform und häufig in Gestalt von Plasmodiocarpien auftreten, wobei es überdies nie zur Differenzirung eines Stieles kommt. Ferner erscheint die Wandung einfach, dünn, im Gegensatz zu den Arcyrien in allen Theilen gleichartig, unregelmässig oder in einem Querriss aufspringend, wobei meist der grössere Theil abgesprengt wird. In Bezug auf die Capillitienbildung nähert sich die Gattung den übrigen Arcyriaceen insofern, als auch bei ihr ein einheitliches, aus cylindrischen Röhren gebildetes Netz entsteht; sie entfernt sich aber wieder in Rücksicht auf den Umstand, dass die Enden der Röhren (nach ROSTAFINSKI) mit der Fruchtwand in keinerlei Verbindung treten. Die bei den verschiedenen Arten wechselnde Skulptur stellt sich bald in Form ringförmiger Leisten (Fig. 22, B), bald von zerstreuten spitzen Stacheln, bald von knotigen Anschwellungen dar. Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich mich der von WIGAND und ROSTAFINSKI getheilten Anschauung, dass jene Leisten und Anschwellungen Verdickungen darstellen sollten, nicht anschliessen. Mit dem Capillitium theilen die Sporen die Färbung. Letztere zeigen netzförmige oder auch warzige Skulptur, in einem Falle erscheinen sie glatt.

1. *C. serpula* WIGAND.[3])

Diese von WIGAND näher untersuchte Art bewohnt vorzugsweise oder ausschliesslich Lohe, ist daher in den Lohbeeten der Gärten nicht selten, wird aber ihrer Kleinheit wegen leicht übersehen. Ihre Sporocysten weisen entweder die Gestalt von Halbkugeln auf oder werden lirellenförmig, wurmförmig und bilden selbst förmliche kleine anastomosirende Adersysteme (Plasmodiocarpien Fig. 22, A).

Bei der Reife reisst ihre dünne, schmutziggelbe, goldgelbe oder gelbbraune Haut unregelmässig auf. Vor den übrigen Arten ist die Species insbesondere dadurch ausgezeichnet, dass die zartwandigen gelben, zu einem weitmaschigen Netz vereinigten Capillitiumröhren mit ringförmigen, intensiv gelb gefärbten, unregelmässig vertheilten Ausweitungen der Falten »Ringfalten« geziert sind, wie sie, soweit bekannt, wohl bei keinem andern Mycetozoum vorkommen (Fig. 22, B). Ausserdem bieten die Sporen ein charakteristisches Merkmal in ihrer, manchen *Trichia*-Sporen ähnlichen, netzförmigen Skulptur (Fig. 22, C). Nur sind die Maschen kleiner und daher zahlreicher. Zwischen dem Capillitium fand Wigand ausserdem dicke, runde braungelbe, membranumhüllte Körper mit körnigem Inhalt, die etwa 6—7mal grösser, als die Sporen sind. Sie dürften ohne Zweifel »Secretblasen« darstellen, wie sie von de Bary und mir für *Didymium complanatum* Batsch = *D. serpula* Fr. und Lycogalen beobachtet wurden.

---

[1]) ROST., l. c., pag. 268. — COOKE, l. c., pag. 69. — BULL., Champ. tab. 502, fig. I bc.

[2]) ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 289.

[3]) Literatur: WIGAND, Zur Morphologie und Systematik der Gattungen *Trichia* und *Arcyria* (PRINGSH. Jahrb. III, pag. 3 ff.) unter *Arcyria serpula*. — ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 289. — COOKE, Myxomycetes of Great Britain, pag. 76.

Gattung 3. *Lycogala*.

Die Repräsentanten dieser Gruppe bewohnen ausschliesslich, wie es scheint, faulendes Holz (Baumstümpfe, alte Balken, Bretter, Pfähle, dichte Anhäufungen von Holzspänen etc.).

Ihre Sporocysten treten nur in Form von Aethalien (Fig. 26, V u. Fig. 51, A) auf (wenigstens hat man nie eine Erzeugung einfacher Früchte oder Plasmodiocarpien beobachtet) und hierin liegt ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal gegenüber den andern Coelonemeen. Ueberdies bieten diese Aethalien eine auffallende Aehnlichkeit mit den Fruchtkörpern gewisser Gastromyceten (Bovisten, Lycoperden) dar. Sie sind mit dicker, derber Rinde umkleidet, die in einzelnen Lagen oder auch in ihrer ganzen Dicke entfernt gewebsartige Struktur annehmen kann, insofern sie oft dichtgedrängte »zellartige« Elemente (Fig. 23, B), bisweilen auch Capillitiumfasern einschliesst. Doch haben jene »Zellen« nur dieselbe Bedeutung, wie die mit zarter Haut umhüllten, gelb oder fleischroth bis braun gefärbten, rundlichen Körper von sehr wechselnder Grösse, welche ich häufig isolirt oder zu mehreren bis vielen gehäuft zwischen den Capillitiumfäden der Lycogalen auffand: es sind pigmentirte, aus körnigen Massen bestehende Ausscheidungen, die im Beginn der Fruchtbildung aus dem Plasmakörper ausgestossen und — wie das bei solchen Ausscheidungen in der Regel geschieht — mit zarter Haut von erstarrendem Hyaloplasma umhüllt wurden (Excretblasen Fig. 23, Ai). Der Umstand, dass diese Bildungen an der Peripherie des Fruchtkörpers der Lycogalen in grösserer Menge gebildet werden, befindet sich in vollkommener Uebereinstimmung mit der Thatsache, dass auch sonst bei höheren Mycetozoen Excrete, wie Kalk, Pigmente, körnige Reste unverdauter Nahrung, in grösserer oder geringerer Menge abgeschieden und in die äussere Hülle eingelagert werden, diese verstärkend. Der Einschluss von Capillitiumfasern in der Rinde erklärt sich wohl aus der Annahme, dass am jungen Fruchtkörper die äusserste Schicht des peripherischen Hyaloplasmas und die peripherischen Enden der zur Capillitiumbildung bestimmten Hyaloplasmastränge zuerst erstarrten und dann erst weitere Schichten von erstarrendem peripherischen Hyaloplasma auf und zwischen den Enden der Capillitiumfasern gelagert wurden. Von oben betrachtet erscheint die Fruchtwand zusammengesetzt aus zahllosen, winzigen, polygonalen, nach Art eines Schildkröten-Panzers zusammengefügten derben Schilderchen oder Platten. Bei der Reife erfolgt das Aufreissen der Rinde zwar unregelmässig, vom Pole der Frucht aus beginnend, aber die Risse scheinen (bei *L. flavo-fuscum* bestimmt) stets der Grenze der Schilderchen entsprechend zu verlaufen[1]).

Das Capillitium erscheint von kolossaler Entwicklung, einen dichten, die ganze Frucht ausfüllenden Filz darstellend und dadurch wiederum an die Gastroyceten erinnernd. Seine Fäden zeichnen sich durch sehr reiche, übrigens sehr regelmässige, im Ganzen strauchartige Verzweigung aus, welche vielfach von astomosenbildung begleitet ist. Dabei reichen sie von der Basis der Frucht s zur Wandung derselben, der sie an sehr zahlreichen Stellen angewachsen nd, während manche Aeste frei im Fruchtinnern endigen, und tragen den harakter dünnwandiger, scheidewandloser Schläuche. An den Hauptstämmen emlich weitlumig, bieten sie an den Aesten höherer Ordnung nur geringen Durchesser dar (Fig. 23, A). Von besonderer Eigenart ist auch die Skulptur der Capillitienhläuche. Sie erscheint in Form von blasen-, falten- oder runzelartigen Er- benheiten, welche meist wechselnde, unregelmässige Gestalt und Stellung zeigen ig. 51, D). Entgegen der bisherigen Ansicht tragen sie keineswegs den Charakter ider Verdickungen, sondern den von Auftreibungen, von »getriebener Arbeit.« n dünneren Zweigen einfach, meist quer zur Längsachse gestellt, mehr oder inder parallel gelagert oder spiralig geordnet, treten sie an weiteren Stellen r Capillitien verzweigt und in der verschiedensten Form und Lagerung zur ngsachse auf, durch weitgehende Anastomosirung nicht selten förmliche Netze ldend. Besonders plastisch tritt diese Skulptur hervor, wenn die Schläuche mit uft erfüllt sind. Bezüglich der Färbung stimmen die Capillitien stets mit den ellbraunen Sporen überein, welche letztere sich von sehr geringer Grösse und n ihrer Aussenseite mit minutiösen Wärzchen oder Stacheln besetzt präsentiren.

---

[1]) Häufig findet man die reifen Früchte mit ziemlich kreisförmigen Mündungen versehen. Doch sind dies Kunstprodukte, hervorgebracht durch ein Ichneumonartiges Insekt, dessen Larve im Innern der Frucht lebt und sich von Sporen nährt. Solche Früchte scheint Fries als *L. plumbeum* beschrieben zu haben.

1. *Lycogala flavo-fuscum* Ehrenberg.[1]

Die relativ mächtigen (in den von mir beobachteten Fällen 2½—4 Centim. hohen, 2—3 Centim. dicken) Fruchtkörper dieser seltenen, an abgestorbenen Baumstämmen (z. B. Pappeln) auftretenden Art sind entweder halbkugelig oder meistens birnförmig und wenn sie an geneigten Substraten (z. B. auf der Rinde schräg stehender Baumstämme) vorkommen, in schief aufrechter Stellung befindlich. An ihrer Basis, nach dem Stammgrunde zu gerichtet, ist gewöhnlich ein breiter, kragenartiger, dem Substrat dicht angeschmiegter Hautsaum *(Hypothallus)* vorhanden, der im Gegensatz zu der hellbraunen, bisweilen namentlich an der Basalgegend silberig angehauchten Fruchtwand weissliche, mit einem Stich ins Gelbliche bis Röthliche gehende Färbung zeigt.

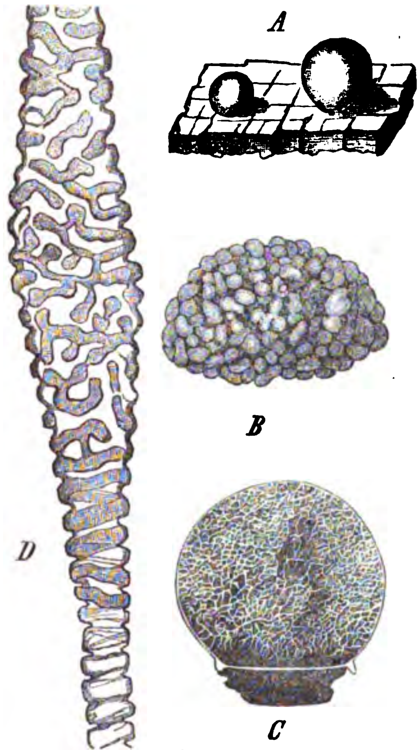
Bezüglich der Haut des Fruchtkörpers ist als wesentlicher Unterschied von der folgenden Art hervorzuheben der Umstand, dass in das erstarrte Hyaloplasma, aus dem sie besteht, in grosser Menge Excretblasen eingelagert sind, von denen die der mittleren Lagen meist gerundet bleiben, die an der Innen- und Aussenfläche liegenden aber in radialer Richtung mehr oder minder zusammengedrückt erscheinen (Fig. 23, B u. Erkl.). Sie enthalten ein gelbes bis braunes Pigment. Bisweilen bleibt eine etwa in der Mitte gelegene Schicht der Haut frei von solchen Einlagerungen. Enden der Capillitium-Schläuche — im Gegensatz zu *L. epidendrum* — niemals in die Haut eingeschlossen. Die Schilderbildung der Fruchtwand ist hier besonders deutlich ausgeprägt, so dass man durch Druck dieselben isoliren kann. An dem Capillitium tritt die oben erwähnte Skulptur nicht in so prägnanter Form hervor, wie bei der nächsten Art. Ueberdies zeigt die Membran feine Punkte in dichter Stellung, namentlich an den Endzweigen.

---

[1] Literatur: Ehrenberg, *Silvae mycologicae*, pag. 27 (unter *Diphtherium flavo-fuscum*). — Fries, *Systema mycologicum* III, pag. 88 (unter *Reticularia*). — Rostafinski, Monographie der Schleimpilze, pag. 288. — Cooke, Myxomycetes of Great Britain, pag. 76.

2. *Lycogala epidendrum* Buxbaum.[1])

Der Charakter dieser, von de Bary genauer studirten, überall häufigen Art ist im Wesentlichen Folgender: Die das Innere der zersetzten Holzzellen und deren Zwischenräume oder den Raum zwischen Rinde und Holz fauler Baumstämme durchsetzenden Plasmodien sind sehr klein, mit blossem Auge nicht erkennbar, unregelmässig cylindrisch, oft varikös, blass rosa und erst dann in die Erscheinung tretend, wenn sie sich zum Zweck der Fructification in rosenrothen schnellwachsenden Schleimtröpfchen, sammeln und zum jungen Aethalium verflechten. Härtet man dieselbe durch Alkohol und macht dann Schnitte, so kann man sich leicht überzeugen, dass sie in der That ein engmaschiges Geflecht von unregelmässig dicken, nach allen Seiten hin anastomosirenden Strängen repräsentiren (Fig. 51, B). Auch die jungen Fruchtträger besitzen das rosenrothe Pigment, später aber wird dasselbe in ein mattes, oft röthlich oder violett angehauchtes Gelbbraun oder Graubraun übergeführt. Von Erbsen bis Haselnussgrösse zeigen sie Halbkugel, oder Kugelform oder werden bei dichter Lagerung durch gegenseitigen Druck stumpfeckig. In ihrer äusseren Erscheinung finden sich lebhafte Anklänge an kleine Bovistarten (Fig. 51, A). Die papierartige, derbe Hülle besteht aus erstarrtem Hyaloplasma, und zeigt im peripherischen Theile mit anfangs fleischrother, zuletzt schmutzig brauner, körniger Masse erfüllte Excretblasen, während im mittleren Theile Faden der Capillitiumschläuche eingelagert sind, welche in dieser Region eine eigenthümliche Wandstruktur zeigen, insofern sie bestehen aus einer dicken, gallertartigen Aussen- und einer dünnen mit buckel- oder bläschenförmigen Auftreibungen[2]) versehenen Innenwand. Zu innerst sieht man sodann von der Fruchthülle eine von Einlagerungen freie Schicht erstarrten, gebräunten und geschichteten Hyaloplasma's, von der auch die das der Mittelschicht durchtretenden Capillitiumschläuche meist eine Strecke weit überwallt werden. Die im Innern der reifen Frucht befindlichen Capillitiumschläuche zeigen dem oben gegebenen Genus-Charakter entsprechende Beschaffen-



(B. 498.) Fig. 51.

Lycogala epidendrum. A Ein Holzstückchen mit 2 reifen Fruchtkörpern (nat. Grösse). B Ein junger Fruchtkörper, in Alkohol erhärtet, von aussen gesehen (10fach; nach de Bary). C Verticalschnitt durch einen reifen Fruchtkörper, in welchem durch Entfernung der Sporen das Capillitium freigelegt ist (ca. 10fach; nach de Bary). D Stück einer Capillitiumröhre mit ihrer eigenthümlichen Faltenbildung (ca. 600fach).

---

[1]) Literatur: de Bary, Mycetozoen, pag. 30, 35 etc. Taf. VI (sehr gute Abbildungen). — Rostafinski, Monographie der Schleimpilze, pag. 285 (sehr gute Abbildungen). — Cooke, The Myxomycetes of Great Britain, pag. 75.

[2]) de Bary, l. c., bezeichnete sie als Tüpfel- oder Netzverdickung.

eit, also Dünnwandigkeit, und die eigenthümliche Buckel- oder Faltenbildung nd zwar in ausgesprochenster Weise (Fig. 51, D).

Familie 3. Perichaenaceen.[1])

Unter diesem Namen lassen sich die Genera *Perichaena* und *Lachnobolus* u einer kleinen Gruppe zusammenfassen, die sich durch folgende Momente harakterisirt: Die Sporocysten sind meist einfach, sitzend, seltener kurz gestielt, halbkugelig oder kugelig; doch treten sie unter Umständen auch als Plasodiocarpien auf. Ihre Hülle ist entweder einfach oder aber doppelt, und dann us einer inneren zarten, farb- und kalklosen und einer äusseren dicken, mit lben bis dunkelbraunen körnigen Einlagerungen versehenen Hautschicht gebildet, ie bisweilen sogar eine Incrustation von Kalk in Form unregelmässiger, dicht u einander gefügter Körner erleidet. Die Capillitien stellen sehr dünnwandige, chwefelgelbe oder gelbbräunliche Röhren dar, welche gewöhnlich an den verchiedensten Stellen unregelmässige Erweiterungen bilden und in mehr oder inder ausgesprochener Weise feinwarzige Skulptur tragen, niemals aber spiralige der ringförmige Leisten besitzen. Ausserdem stehen sie mit der Wandung in Verbindung. Ihre Zweige anastomosiren theils, theils scheinen sie frei zu endigen. Im Vergleich zu den Arcyrien tritt die Capillitiumbildung im Allgemeinen zurück, ie ist bisweilen nur andeutungsweise vorhanden, ja bei einer Art wurde sie von ir häufig ganz vermisst. Am entwickelsten zeigte sie sich noch bei *Lachnobolus* wo sie stets auch ein einziges zusammenhängendes System darstellt, was allem Anschein nach bei den Perichaenen nicht der Fall; hier scheinen einige getrennte, verkümmerte Systeme vorhanden zu sein. An den Sporen, unter denen nicht selten monströse Formen vorkommen, beobachtet man die für die Capillitien erwähnte Wärzchenskulptur, wenn sie auch hier am schwächsten ausgeprägt erscheint und leicht übersehen wird.[2]) Die Sporenfärbung entspricht dem Colorit der Capillitien.

Gattung 1. *Perichaena* FRIES.

Die stets sitzenden, kugeligen, halbkugeligen oder tafelförmigen, bei dichter Lagerung durch gegenseitigen Druck eckigen mitunter plasmodiocarpen Sporocysten, äusserlich gewissen stiellosen Trichien ähnlich, besitzen gewöhnlich eine derbe doppelte Haut, deren derbe äussere Lage aus gefärbten, körnigen Elementen besteht und häufig zugleich mit Kalkkörnern incrustirt ist, deren innere aber hyalin und zart erscheint.[3]) Das Aufspringen erfolgt in einem Querriss, durch den ein deckelartiger Theil abgesprengt wird oder in unregelmässiger Weise. Der Contour der schwefelgelben, in der Regel hie und da mit Auftreibungen von verschiedenem Durchmesser ausgestatteten, mit feinen Wärzchen bedeckten Capillitiumfäden hat etwas Eckiges. Die Bildung dieser Fäden kann theilweis oder gänzlich unterbleiben.

Als gewöhnlichste Art mag angeführt werden: *Perichaena corticalis* BATSCH = *Licea pannorum* CIENKOWSKI.

---

[1]) Literatur: ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 281 u. 292. — COOKE, The Myxomycetes of Great Britain. — CIENKOWSKI, Das Plasmodium (PRINGSH. Jahrb. III, pag. 407.). — DE BARY, Mycetozoen, pag. 20.

[2]) Sie kommt auch bei *Perichaena corticalis* vor, obwohl ROSTAFINSKI die Angabe macht, die Sporen seien glatt.

[3]) Bisweilen sieht man die äussere braune Schicht der Wandung abspringen von der innern, die dann als ein glasartiges schön irisirendes, runzeliges Häutchen stehen bleibt.

Man findet sie auf allen möglichen todten Pflanzentheilen, besonders häufig aber auf Baumrinden (*Populus*, *Quercus* etc.); selbst auf Mist kommt sie nach meinen Beobachtungen vor (Hasenkoth z. B.).

Ihre Entwicklungsgeschichte ist von CIENKOWSKI genauer untersucht worden. Die Sporocysten stellen ockergelbe oder gelbbraune bis glänzend kastanienbraune oder stumpf-schwarzbraune, bei Kalkauflagerung graue bis weisse winzige 0,3—1 Millim. oder darüber messende, halbkugelige, bisquitförmige oder unregelmässige Körperchen dar mit der bekannten Wand- und Capillitienstruktur.[1] Meist treten die Capillitiumfasern nur in spärlicher Entwicklung, mitunter überhaupt nicht auf. Ihre Sporen zeigen feinwarzige Haut und wechselnden Durchmesser (9—12—16 μ). Abnorm grosse Sporen sind nicht selten. In Bezug auf die vegetativen Zustände treten keine Besonderheiten hervor. Die Plasmodien sind farblos und von bekannter Configuration. Dagegen tritt eine dreifache Hypnocystenbildung auf: Microcysten, Macrocysten und Sclerotien. Erstere entstehen aus Schwärmern, sind etwas kleiner als die Sporen, kugelig und farblos. Lässt man sie mehrere Tage austrocknen und benetzt sie dann mit Wasser, so keimen sie schon nach wenigen Stunden wieder mit je einer Schwärmerspore aus. Die Macrocysten (derbwandige Cysten CIENKOWSKI's Fig. 36, F—H) entwickeln sich aus Plasmodien, ein Vorgang, der sich selbst auf dem Objectträger verfolgen lässt. Das Plasmodium zerfällt durch Zerreissen seiner Plasmastränge in Schleimklümpchen von verschiedener Grösse. Diese ziehen ihre Pseudopodien ein und ihr peripherisches Hyaloplasma erhärtet zu einer vielfach gefalteten, sich bräunenden Membran, von der sich der Inhalt etwas zurückzieht. Dann wird letzterer grobkörnig, rundet sich zur Kugel und erhält nochmals eine dicke Membran. Diese Cysten erreichen bald die Grösse einer ganzen Perichaenafrucht, bald übertreffen sie an Grösse kaum eine Spore. Dabei kommen sie isolirt oder zu Haufen vereinigt vor. Nach dem Austrocknen und darauf folgender Benetzung mit Wasser keimen sie zu Plasmodien aus. Die Anzeichen der Keimung äussern sich darin, dass die Umrisse des Inhalts amoeboïde Veränderung zeigen, worauf eine merkliche Anschwellung des letzteren erfolgt, die zur Erweiterung der Hüllmembran führt. Sodann bricht der Inhalt durch die innere und äussere Membran an einer engbegrenzten Stelle durch. Auch der Sclerotienzustand wurde von CIENKOWSKI nachgewiesen. Bei langsamem Austrocknen zerfällt das Plasmodium unter den Augen des Beobachters rasch in eine Unzahl von Kugeln verschiedenster Grösse, die dann eine Cellulosemembran abscheiden. Da wo die Zellen in Haufen beisammen liegen, werden sie durch gegenseitigen Druck eckig, polyedrisch. Aufgeweicht gehen diese Sclerotiumzellen in den Amoebenzustand über, wobei die Membran nicht abgestreift, sondern verflüssigt wird. Die Amoeben verschmelzen sodann zum Plasmodium.

Gattung 2. *Lachnobolus* FRIES.[1]

Die Früchte, gewöhnlich Kugelform zeigend, kommen bald mit, bald ohne Stiel vor und springen unregelmässig auf. Ihre Membran erscheint einfach, dünn, mit eigenthümlicher Skulptur in Form sehr dicht gestellter Punkte und kurzen Strichelchen, die indessen nicht etwa Kalkablagerungen darstellen; letztere fehlen überhaupt gänzlich. Dem Capillitium kommt ein durchaus perichaenenartiger Charakter zu, nur ist er ein meist ausgesprochenerer, sowohl was die Wärzchenskulptur und die unregelmässigen Erweiterungen, als auch was die Anastomosenbildung anlangt. Die Farbe des Capillitiums zeigt sich von den Perichaenen insofern etwas verschieden, als sie anstatt des lebhaften Gelb mehr gelbbräunlichen Ton annimmt, wie ihn auch die Sporenmasse zeigt.

Es ist nicht zu verkennen, dass *Lachnobolus* eine Grenzstellung zwischen *Perichaena* und *Arcyria* einnimmt, doch steht er jedenfalls nach den angeführten Kennzeichen mehr zu der ersteren, als zu der letzteren Gattung in verwandtschaftlicher Beziehung, und daher ziehe ich ihn, abweichend von ROSTAFINSKI der ihn zu den Arcyriaceen stellte, zu den Perichaenaceen.

---

[1] Literatur: ROSTAFINSKI, Monographie der Mycetozoen, pag. 281. — COOKE, Myxomycetes of Great Britain, pag. 74.

Als bekanntester Repräsentant ist der auf todtem Holz nicht seltene *Lachnobolus circinans* FRIES anzuführen.

Fam. 4. Liceaceen[1]).

Unter den Merkmalen dieser Familie ist in den Vordergrund zu stellen die in gänzlicher Abwesenheit jeglicher Capillitienbildung ausgesprochene Einfachheit, wodurch die Gruppe sich gewissen Perichaenaceen nähert. Es ist hohe Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass die Liceaceen einmal mit Capillitiumbildung begabt waren und dass diese Organe im Laufe der Zeit eine Reduction erfuhren, die bis zum Schwinden führte. Diese Annahme findet eine Stütze in der bereits angedeuteten Thatsache, dass sich bei gewissen Perichaenen öfters Reductionen des Capillitiums einstellen, ja dessen Bildung häufig gänzlich unterbleibt.

Die Früchte der Liceaceen erscheinen bald als Plasmodiocarpien *(Licea)*, bald als Aethalien *(Tubulina, Lindbladia)* und stehen in der Regel auf einem stark entwickelten Hypothallus. Die Form der Aethalien ist bei *Lindbladia* und *Tubulina* insofern eine eigenthümliche, als sie Aggregate von cylindrischen, nach Art der Zellen einer Bienenwabe angeordneten, durch gegenseitigen Druck prismatisch werdenden, mit den Wandungen mehr oder minder fest zusammengewachsenen Sporocysten darstellen (Fig. 26, I—IV); dabei unterbleibt die Bildung einer gemeinsamen Hülle des Aethaliums; und die Früchte werden nur von ihrer eigenen einfachen dünnen Membran umhüllt, während sie bei *Licea* dicker ist. Bei einem Repräsentanten *(Tubulina stipitata)* findet man nach ROSTAFINSKI das Aethalium eigenthümlicherweise einem stielartigen, netzartige Struktur zeigenden Podium aufgesetzt (Fig. 12, V). Kalkeinlagerungen und Löcherbildungen fehlen. Die Färbung der Sporocysten, im Ganzen mit der der Sporen übereinstimmend, ist heller oder dunkler nussbraun[2]). Ueber die Entwicklungsgeschichte der Liceaceen fehlen noch Untersuchungen.

Gattung 1. *Licea* SCHRADER.

In dieser Gattung treten die Früchte in Form von sehr verschieden gestalteten Plasmodiocarpien auf, mit Wegfall eines Hypothallus. An der Wandung lässt sich eine innere, zartere, durchsichtige und eine äussere, derbere und undurchsichtige Schicht unterscheiden. Das Aufspringen erfolgt unregelmässig.

Die an faulenden Stümpfen von Kiefern und an Balken vorkommende, ziemlich seltene *L. flexuosa* PERS.[3]) besitzt niedergedrückte ein — mehrere Millim. lange vielgestaltige, meist wurmförmige, gebogene oder unregelmässig und kurz verzweigte Plasmodiocarpien, deren Membran von brauner bis braunschwärzlicher Färbung erscheint und in eine äussere, dicke braune mit körnigem Gefüge und nach aussen vorspringende Buckeln versehene, und eine innere strukturlose, hellbraune Schicht differenzirt ist. Die Früchtchen enthalten relativ sehr grosse (12—14 mikr. messende) glatte olivenbräunliche feinwarzige Sporen.

---

[1]) Literatur: DE BARY, Mycetozoen, pag. 18. — ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 218. — COOKE, Myxomycetes, pag. 54.

[2]) Oft fand ich bei *Tubulina* sowohl als bei *Lindbladia* die oberen Enden der Früchtchen von glänzend schwarzer Färbung, mitunter die ganze Oberfläche des Aethaliums als schwarze glänzende Kruste vor. Es sind dies abnorme Zustände, die dadurch entstanden, dass die im Beginn der Fruchtbildung stehende Plasmamasse an den oberflächlichen Theilen zu starke Austrocknung erfuhr und daher zu frühzeitig erstarrte.

[3]) DE BARY, Mycetozoen, pag. 19. — ROSTAFINSKI, Monographie, pag. 218. — COOKE, Myxomycetes, pag. 54.

Gattung 2. *Tubulina* Persoon.

Die Früchte der Tubulinen stellen zierliche Röhrchen dar, die zu kuchenförmigen oder bienenwabenartigen Aethalien vereinigt auftreten (Fig. 26, I—IV), einem deutlichen Hypothallus oder (wie bei *T. stipitata* Rost.) einem stielartigen Podium aufsitzend (Fig. 12, V h). Durch gegenseitigen Druck nehmen die mittleren prismatische Gestalt an, während die peripherischen meist cylindrisch oder auch wurstförmig gekrümmt erscheinen. Die Sporocystenhaut ist dünn, häufig schön irisirend und zerreist im oberen Theile unregelmässig. Eine gemeinsame Berindung fehlt.

1. *Tubulina cylindrica* Bull.[1])

Zu ihrem Wohnsitz wählt diese ziemlich gemeine Art faulendes Holz, insbesondere Stümpfe der Kiefern und Eichen, kriecht aber von hier aus häufig auf benachbarte Moose, Kiefernadeln etc. über. Ihr plasmodialer Zustand zeigt anfangs weissliche, später, wenn er sich zur Fructification anschickt, fleischrothe oder schön gelbrothe Färbung, welche während der Ausbildung der Fruchtlager ins schmutzig Hellbraune bis schmutzig Braune (Umbrabraune, oft mit einem Anfluge von Violett) übergeht. Die 2—5 Millim. hohen, schmale Cylinder oder Keulen darstellenden Früchtchen stehen dicht zusammengedrängt vertical auf dem häutigen Hypothallus, kuchen- oder bienenwabenartige Aethalien bildend, die zunächst gewöhnlich flach sind, später aber in Folge der Austrocknung und dadurch bedingten Zusammenziehung und Wölbung des Hypothallus eine convexe, oft halbkugelige Oberfläche zeigen. Letztere Formen erinnern an eine Erdbeere und wurden daher früher als *T. fragiformis* unterschieden.

Bezüglich des Durchmessers der Aethalien und der Zahl ihrer Früchtchen variirt die Art sehr. Die kleinsten messen etwa ½, die grössten etwa bis 5 Centimeter und bestehen dann aus Tausenden von Einzelfrüchtchen. Letztere sind nicht so fest zusammen gewachsen, dass sie sich nicht im feuchten Zustande unversehrt trennen liessen. Ihre Wandung besteht aus einer sehr dünnen, strukturlosen Haut, die sich hie und da abblättert. An dem polaren Theile derselben bemerkt man häufig eine abnorme Verdickung und eine diese begleitende Schwärzung, die wahrscheinlich in Folge zu schnellen Austrocknens der jungen Aethalien an der Oberfläche entsteht. In den Sporocysten bilden sich in Menge hell nussfarbige bis umbrabräunliche winzige Sporen mit Wärzchenskulptur.

Gattung 3. *Lindbladia* Fries.[2])

Von der vorigen Gattung weicht sie nur darin ab, dass ihre Aethalien aus inniger verwachsenen und gewöhnlich irregular-polygonalen Sporocysten bestehen, und dabei grösseren Durchmesser erlangen. Ihre Sporen sind glatt, von ocherbrauner bis umbrabrauner Färbung und frei von Skulptur.

---

[1]) Literatur: Batsch, *Elenchus fungorum*, Fig. 175, unter *Stemonitis ferruginosa*. — Nees, System d. Pilze und Schwämme, pag. 107, Fig. 102, unter *Licea fragiformis*. — Fries, Systema mycol. III, pag. 195 und 196, unter *Tubulina cylindrica* und *fragiformis*. — de Bary, Mycetozoen, pag. 19. — Rostafinski, Monographie, pag. 220. — Cooke, Myxomycetes of Gr. Britain, pag. 54.

[2]) Fries, Summa vegetab. Scand, pag. 449.

Der einzige Repräsentant ist *L. effusa* EHRB.[1]), die an denselben Localitäten vorkommt, wie *Tubulina cylindrica*.

Gattung 3. *Tubulifera* ZOPF.

Bildet wie *Tubulina* und *Lindbladia* Aethalien, doch sind ihre röhrenförmigen Einzelfrüchtchen sehr unregelmässig zusammengelagert, förmlich durcheinander geflochten; überdies erscheint der Fruchtcomplex nicht nackt, sondern mit einer besonderen, derben, aus Schilderchen zusammengesetzten, rindenartigen Membran umgeben, die unregelmässig aufspringt.

1. *T. umbrina* Z.

Aethalien flach oder gewölbt-polsterförmig. Die von mir gefundenen Exemplare waren 1—4 Centim. breit und 2—5 Millim. hoch, ihre Früchtchen dicht durcheinander gewirrt, mit blossem Auge kaum stellenweis unterscheidbar. Membran der Früchtchen zart, nach der Sporenentleerung theilweise obliterirend, so dass schliesslich nur noch ein vielmaschiges, dichtes Netz zurückbleibt. Die relativ dicke, aus kleinen, eckigen Schilderchen zusammengefügte Membran ist hellbraun bis dunkelgrau-bräunlich gefärbt. Mikroscopisch zeigt sie sich zusammengesetzt aus kleinen, zellartigen, unregelmässig-polyedrischen Bildungen, die in den äusseren Schichten farblos, in den inneren gelbbräunlich erscheinen und etwa den Durchmesser der Sporen besitzen. Letztere in Menge nuss- oder umbrabraun, stellen feinwarzige Kugeln von etwa 8—9 mikr. Durchmesser dar.

Gruppe III. Exosporeen ROSTAF.

Wie aus den schönen Untersuchungen FAMINTZIN's und WORONIN's über *Ceratium* hervorgeht[2]) bilden die Exosporeen eine höchst eigenthümliche, von den Sorophoreen sowohl, als den Endosporeen in sehr wesentlichen Punkten abweichende Gruppe.

Zunächst sei hervorgehoben die Thatsache, dass die Sporen nicht, wie bei den Endosporeen, bei der Keimung direkt Schwärmsporen entwickeln, sondern zunächst je eine Amoebe (Fig. 4, VI a) entlassen; erst durch deren weitere wiederholte Theilung werden Schwärmer erzeugt (Fig. 4, VI a—i) und hierin liegt zugleich eine beachtenswerthe Abweichung von den die Schwärmerform gänzlich entbehrenden Sorophoreen. In der Folge gehen die Schwärmer wieder in Amoeben über, die schliesslich Fusionsplasmodien bilden[3]) und hierin nähern sich die Exosporeen den Endosporeen. Im Laufe der weiteren Entwicklung aber, in der Fructificationsperiode, tritt noch ein wesentlicher Unterschied hervor: das zum Zweck der Fructification sich accumulirende Plasma erhebt sich nämlich in Form von Säulchen (Fig. 33) oder anastomosirenden Platten, deren peripherische Hyaloplasmaschicht zu einer Membran erstarrt. Innerhalb derselben kriecht das körnige Plasma in Netzform in die Höhe (Fig. 34, a), bildet einen wandständigen Belag und zerklüftet sich in Zellen (Fig. 34, b). Jede derselben bildet nun nach aussen zu eine Ausstülpung, die sich unter Abscheidung einer zarten Membran verlängert und verschmälert und schliesslich eine gestielte Kugel darstellt (Fig. 34, b), in die alles Plasma einwandert und die sich endlich nach Annahme ellipsoïdischer Form und Abscheidung einer allseitig derben

---

[1]) ROSTAFINSKI, Monogr. pag. 223. — COOKE, Myxomycetes. pag. 55.

[2]) Ueber zwei neue Formen von Schleimpilzen. Mém. de l'acad. imp. de St. Pétersbourg. ser. 7. tom. XX. 1873. — Bot. Zeit. 1872, No. 34.

[3]) Es ist dies zwar noch nicht genauer erwiesen, aber nach dem ganzen Charakter des Plasmods wohl zweifellos.

Membran vom Stiel abgliedert. So kommt also eine exogene Sporenbildung, eine Art von Conidienbildung zu Stande und in diesem Umstande haben wir den Hauptunterschied gegenüber den Endosporeen sowohl, als den Sorophoreen zu suchen. Das System von Säulchen resp. Platten, das in seiner äusseren Gestalt entfernt an die Hymenien gewisser Hymenomyceten erinnert, stellt bei jenem Sporenbildungs-Prozesse ein vollständig entleertes System von Häuten dar, das morphologisch etwa den Werth des Hypothallus der Endosporeen hat. Die einzige Gattung *Ceratium* umfasst die folgenden von Famintzin und Woronin genauer untersuchten beiden Arten.

1. *C. hydnoïdes* Alb. und Schw.[1])

Die Fructification wird repräsentirt durch kleine, wenige Millimeter bis 1 Decim. hohe, zierliche Säulchen, die einfach oder dichotomirt erscheinen und bald vereinzelt stehen, bald bis zu Hunderten rasenartig vereinigt einer gemeinschaftlichen Basis aufsitzen. Ihre weisse Farbe geht bisweilen ins Gelbbraune oder Rosenröthliche über. Die Säulchen, aus einer erstarrten Hyaloplasmahaut gebildet, zeigen zahlreiche, stachelartige und daher entfernt an ein Hydnum erinnernde, Sporen tragende Ausstülpungen.

2. *C. porioïdes* Fries.[2])

Aus dem mit einem gelben Farbstoff tingirten Plasmodium geht ein Fructificationsapparat hervor, der bienenwabenartige Configuration zeigt, und dadurch entfernt an ein *Polyporus*-Hymenium erinnert. Die Wände der Waben besitzen am oberen Rande zahnartige, nach oben gerichtete Vorsprünge und siennagelbe Färbung. Sie sind wie bei voriger Art bedeckt mit zahlreichen Sporen tragenden Stielen.

---

[1]) Conspectus fungorum, 1805, pag. 358.

[2]) Syst. myc. III, pag. 295. — Famintzin u. Woronin, l. c., pag. 5.

Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen.

Von

Prof. Dr. **Oscar Drude.**

Einleitung.

Im ersten Bande dieses Handbuchs der Botanik ist (pag. 572) in der Einleitung zu der Morphologie der Phanerogamen auf die hier folgende systematische Abhandlung über dieselben drei höchsten Pflanzengruppen hingewiesen, da beide Abhandlungen in den innigsten Wechselbeziehungen stehen sollten. Während dort die Regeln für die Gliederung des hochentwickelten Pflanzenkörpers, für die Sprossfolge und die Umbildung zum Zweck der sexuellen Reproduction mit der Absicht möglichster Verallgemeinerung abgeleitet wurden, sollen hier die Verschiedenheiten jener Gliederung in denselben Pflanzen zur Feststellung des Verwandtschaftsgrades benutzt werden; wenn man aber die Abstufungen der Verwandtschaft in bestimmte äussere Formen einkleidet, erhält man als Resultat dieser Untersuchungen ein bestimmtes Pflanzensystem. In der Morphologie der Phanerogamen sind die abgeleiteten Begriffe erklärt und benannt, welche die Systematik als Prüfstein für den Grad der Verwandtschaft benutzt; daraus geht von selbst hervor, in welcher gegenseitigen Abhängigkeit jene und diese Abhandlung hinsichtlich ihres Arbeitsstoffes stehen. Die wissenschaftliche Morphologie selbst, und also zugleich ihre Verwendung zu den Zwecken der Systematik, hat inzwischen in diesem Handbuche selbst ihre wesentlichste Ergänzung erfahren durch Ausfüllung jener (pag. 572 genannten) Lücke hinsichtlich der Entwickelungsgeschichte, welche Professor Göbel (in Band III, Theil 1, pag. 99—432) bearbeitet hat.

Hinsichtlich der Darstellung war in allen Theilen dieses Handbuches das Princip der Schilderung in zusammenhängender Form maassgebend, welches ich auch für den systematischen Theil möglichst innezuhalten für nöthig hielt. Es wurde deshalb von Anfang an davon abgesehen, hier eine ausführliche Systematik der Blüthenpflanzen zu redigiren, in welcher ihre Klassen und Ordnungen in jener gleichmässigen Weise charakterisirt würden, wie es mehr oder weniger glücklich die verschiedenen systematischen Lehrbücher thun. Denn wenn darin viel Eigenartiges geboten werden sollte, hätte der Umfang dieser Abhandlung in Text und Abbildungszahl etwa auf die Höhe von Maout et Decaisne's »Traité général de Botanique descriptive et analytique« mit 766 Quartseiten gebracht werden müssen, wie es nicht in der Absicht des Herausgebers lag. In dem gedrängten Raum einer Abhandlung dieses Handbuches sollte aber auch nicht eine unnöthige Concurrenz mit den durch ihre Kürze nützlichen Darstellungen des Systems der Blüthenpflanzen erstrebt werden, welche die gegenwärtige Literatur besitzt, und von denen EICHLER's »Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik« (3. Aufl. 1883) die conciseste, WARMING's »Haandbog i den systematiske Botanik« (2. Aufl. 1884)[1]) die reichhaltigste ist; zwischen beiden stehen dann noch die systematischen Abschnitte der bei uns gebräuchlichen allgemeinen Lehrbücher, wie von PRANTL, LUERSSEN und WIESNER, so dass zu einer ähnlichen Darstellung, wie sie der Rahmen der genannten Werke bietet, augenblicklich keine Veranlassung vorliegt und auf das eine oder andere derselben sogleich hier als zur Ergänzung dienend hingewiesen werden mag[2]).

Wenn unter diesen Umständen der Inhalt vorliegender Abhandlung von vornherein besonders auf die Behandlung der allgemeinen Fragen und Darstellung der Haugtgruppen verwiesen wurde, so wurde noch der Umstand, dass der Herausgeber dieses Handbuches nach GRISEBACH's im Jahre 1879 erfolgten Tode auch die Bearbeitung der Pflanzengeographie — welche ja abgesehen von der Flora der Oceane in erster Linie mit den Blüthenpflanzen arbeitet — mir freundlichst übertragen hatte, für die hier vorliegende Form entscheidend; ich wollte den Versuch machen, die Systematik und Geographie der Phanerogamen in einer innigeren Wechselbeziehung, als wie sich bisher für beide ergeben hatte, zur Darstellung zu bringen.

Durch gesonderte Einzelabhandlungen für die verschiedenen Themata erhält der Lernende, für den ein solches Handbuch Sorge tragen will, zu leicht den Eindruck, als ob es sich immer um etwas Neues, fast willkürlich Gemachtes handle, wenn ein neuer Gesichtspunkt anhebt; sehr wichtig scheint es, auf den inneren und nothwendigen Zusammenhang dieser Gesichtspunkte hinzuweisen, wie es z. B. durch HABERLANDT's Darstellung der physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe (Band II, pag. 557—693) geschieht. So wie Anatomie und Physiologie in ein unentbehrliches Wechselverhältniss getreten sind, je weiter die Forschung vordrang, so lassen sich Systematik und Geographie der Pflanzengruppen nicht von einander scheiden: mit der Weiterentwickelung der verschiedenartigen Formen desselben Verwandtschaftskreises an getrennten Orten haben sich die Charakterzüge des Systems und der Florenreiche gleichzeitig herausgebildet; es gehört zu den Charakteren jeder Ordnung, Gattung und Art, ein bestimmtes Heimatsrecht in engem oder weitem Ländergebiet zu haben, und jedes gutcharakterisirte Ländergebiet nennt als hervorragendsten Charakterzug eine grössere oder geringere Fülle an Lebewesen aus bestimmten Systemgruppen als seine Bürger; es ist also die Entwicklung der systematischen und geographischen Gruppen, welche man aus der Pflanzenwelt in natürlicher Weise bilden kann, eine gleichzeitige und auf einander bezügliche gewesen, und dies soll der leitende Gedanke dieser Abhandlung sein. Da es sich dabei um Dinge handelt, welche bis jetzt noch nicht in das gewöhnliche Lehrbuchsystem der Botanik eingedrungen sind, so schien es auch nöthig, die Literaturangaben zahlreicher zu machen als ich es in der »Morphologie« in Band I, gethan, wo ein fertiges Lehrgebäude der Botanik seit lange vorlag mit reichem Vorrath an Handbüchern. Letztere fehlen für den allgemeinen Theil dieser Abhandlung fast völlig; nur zwei höchst bedeutende Werke lassen sich in ihrer gegenseitigen Ergänzung so nennen, dass in ihrem viel weiter gesteckten Rahmen sehr viel Ausführungen und leitende Ansichten dafür vorhanden sind, nämlich ENGLER's »Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Florenreiche insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode«[1], und WALLACE's »Island-Life, or the phenomena and causes of insular Faunas and Floras, including a revision and attempted solution of the problem of Geological Climates«[2]; beide werden häufig im Texte genannt werden.

---

[1]) Vielleicht wird dieses vortreffliche Buch dem deutschen Leserkreise durch Uebersetzung zugänglicher gemacht werden.

[2]) Verfasser dieser Abhandlung ist gleichfalls mit der Herausgabe einer nach Lehrbuchsform durchgeführten Pflanzensystematik seit längerer Zeit beschäftigt.

Hinzuzufügen bleibt noch übrig, was eigentlich schon selbstverständlich ist, dass die Ausführlichkeit in den Einzelschilderungen auch für den pflanzengeographischen Theil nicht hier zu suchen ist. Soll das hier vorzutragende Material mit älteren Werken verglichen werden, so würde der geographische Theil dieser Abhandlung am ehesten einem gedrängten Auszuge von A. DE CANDOLLE's berühmter »Géographie botanique raisonnée« (1856) in neuer Form entsprechen sollen, nicht wirklichen Auszügen von GRISEBACH's »Vegetation der Erde,« oder ENGLER's »Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt« oder meiner eigenen Studie über die »Florenreiche,«[3] obgleich die beiden letztgenannten Abhandlungen die Hauptmasse des hier auszuwählenden Stoffes enthalten. — Die Pflanzengeographie ist an sich schon deswegen schwieriger darzustellen, weil sie zugleich eine der Botanik und eine der physischen Geographie dienende Disciplin ist; um sie richtig zu erkennen, muss der Botaniker wissenschaftliche Erdkunde, und der Geograph Pflanzensystematik und -Physiologie verstehen. In diesem Handbuche durfte nur mit dem botanischen Leserkreise gerechnet werden, und es ist demgemäss auch ein Eingehen auf eigentliche geographische Fragen vermieden, die botanische Seite in den Vordergrund gestellt.

Allgemeiner Theil.

I. Abschnitt.

Uebersicht des Entwicklungsganges der Vegetation der Erde.

Ununterbrochene Fortdauer der Entwicklung. — Die Gesammtauffassung von der Entstehung jener Mannigfaltigkeit von Organismen, welche bei aller Verschiedenheit ihrer Organisation von den Chlorophyll führenden Algen durch die Muscineen und Pteridophyten hindurch bis zu den Gymno- und Angiospermen doch in allen Stücken die deutlichsten Spuren innerer Verwandtschaft zeigen, würde für das Verständniss des Systems und der Florenreiche eine unzulängliche sein, wenn ein Zweifel an der steten, unausgesetzt von den ersten Lebewesen der Erde an fortgesetzten Weiterentwicklung derselben bestände und Gedanken an Revolutionen, welche die Organismen früherer Erdperioden vollständig ausgerottet hätten, um sie durch ganz neue zu ersetzen, noch jetzt berechtigt wären.

---

[1] I. Theil: Die extratropischen Gebiete der nördlichen Hemisphäre, 1879; II. Theil: Die extratropischen Gebiete der südlichen Hemisphäre und die tropischen Gebiete; mit Karte, 1882. Leipzig, Engelmann.

[2] London 1880; auch in deutscher Uebersetzung erschienen.

[3] Geographische Mittheilungen 1884, Ergänzungsheft 74.

Glücklicher Weise haben die Forschungen der Geologen und der durch Darwin in neuen Ideenkreisen auf das lebhafteste angeregten organischen Naturforscher sich zu ziemlich gut aneinanderschliessenden Ergebnissen vereinigt, welche die continuirliche Fortentwicklung im Grossen und Ganzen betonen und nur zwischen Perioden grösserer geologischer Stabilität und solchen lebhafterer Umänderung unterscheiden; während und nach den letzteren scheint die bestehende Organisation am meisten von dem alten dermaligen Bestande verloren und neue, aus den alten mit Transmutation hervorgegangene Formen in verhältnissmässig höherer Entwicklung gewonnen zu haben.

Der Gedanke an continuirliche Weiterentwicklung leidet unzweifelhaft nicht darunter, dass für gewisse sehr tief in der morphologischen Stufenleiter stehende Pflanzenklassen, wie alle Spaltpilze und auch die Oscillariaceen, Rivulariaceen, Chroococcaceen und Verwandte sind, und welche man wohl vielfach für den Urtypus sehr alter, aus längst verschwundenen Erdperioden überlebender Pflanzengruppen zu halten geneigt war, in neuerer Zeit Wahrscheinlichkeiten für ein jugendliches Alter geltend gemacht sind; so besonders von Nägeli.[2]) Man muss sich zwar alsdann daran gewöhnen, die nächst höheren Pflanzengruppen (in diesem Falle also die Chlorophyll führenden Algen), welche man aus diesen Gliedern des Systems von morphologisch niederstem Range abgeleitet sich vorstellte, hinsichtlich ihres Ursprunges auf andere, ausgestorbene und der jetzigen Forschung nicht mehr erkennbare, Vorfahren zu beziehen; aber für die höheren und höchsten Gewächse bleibt desswegen doch die Anschauung der steten Weiterentwicklung aus (bekannten oder unbekannten) Stämmen, welche, wenn sie nicht mit den jetzigen niedersten Formenkreisen übereinstimmen, doch diesen ähnlich gewesen sein werden, als vollgültig bestehen. — Eine ebenfalls vertiefte Auffassung der Weiterentwicklung in langen Erdperioden entwirft heutzutage die Geologie von ihrem anderweiten Standpunkte aus; so führen uns von hervorragenden Paläontologen Marion und Saporta1) zu einer weniger abstrakten Vorstellung der von der Geologie seit lange in feststehender Form unterschiedenen Schichten, aus deren geologischem Verhalten schon allein sich nicht die Vorstellung einer Aufeinanderfolge regelmässiger Perioden ableiten lässt, die sich über einen Continent oder gar über den ganzen Erdball erstreckt hätten. »Hätten wirklich solche Perioden existirt,« so äussern sich die genannten Forscher, »und wollte man annehmen, sie seien rein biologische gewesen, d. h. solche, welche in keiner direkten Verbindung mit den Bewegungen und Schwankungen der Erdrinde stehen, so müsste man trotz der Armuth gewisser Schichten und der Lücken, die sie zeigen, hier und da Anzeichen einer allmählichen und gleichzeitigen Entwicklung der verschiedenen Klassen organisirter Wesen bemerken, die zu bestimmter Zeit auftreten und gleichzeitig erlöschen. Mit einem Worte, Beginn und Ende jeder dieser vorgeblichen Perioden würden sich in übereinstimmenden Erscheinungen aussprechen, und wir würden aus unzweideutigen Merkmalen die wahrscheinliche Zeit aller dieser Erneuerungen des organischen Lebens auf der Erdoberfläche ableiten können. Indess ist der Verlauf der Dinge

---

[1]) Nägfli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, pag. 465—468.

[2]) G. de Saporta und A. F. Marion: Die paläontologische Entwicklung des Pflanzenreichs; Kap. 1; Die Vegetationsperioden (Internat. wissensch. Bibl., Bd. 54. Leipzig 1883).

ein ganz anderer gewesen, als wenn die Faunen und Floren jedes geologischen Zeitalters jedes Mal absolut neuen Faunen und Floren Platz gemacht hätten.« Demnach stellen die geologischen Schichten, die nun nicht mehr geologisch oder biologisch scharf begrenzten Perioden entsprechen, den geographischen Zustand der Erdoberfläche in einem bestimmten Momente ihrer Geschichte dar und lassen besonders den damaligen hydrographischen Zustand beurtheilen; sie überhaupt noch zu unterscheiden, ist trotz alledem ebenso berechtigt, wie etwa die Periodeneintheilung der politischen Geschichte Europas seit 1000 Jahren, seit welcher Zeit auch ein bald ruhiges, bald sehr bewegtes Fortentwickeln der neben einander sesshaften Völker durch eine stetig abfliessende Zahl menschlicher Generationen hindurch stattfand. Wenn in der geologischen Geschichte der Erde einmal eine bestimmte Tiefe und Verbreitung der Meere, Binnenseen, Ströme gegeben war, so konnte sie sich nur in längeren Zwischenräumen an Ort und Stelle verändern, und diese Aenderungen werden meist auch sehr unmerklich herbeigeführt worden sein, während die schnellen oder allgemeinen Veränderungen im Gesammtbilde der Erdkarte nur nach langen Zwischenräumen von verhältnissmässiger Ruhe eingetreten sind, während welcher auch die Wechselbeziehungen der Lebewelt ziemlich stabil geblieben sein werden.

Diese geologischen Vorstellungen mussten hier an die Spitze gestellt werden, wo es sich darum handelt, die Vorstellung von der ungeheuer langen Entwicklungsgeschichte zu erwecken, die das Pflanzenreich auf Erden durchlief, um die gegenwärtigen, in wirr sich kreuzenden Verwandtschaftsverknüpfungen zusammenhängenden Organismen zugleich mit ihrer gegenwärtigen geographischen Verbreitung ganz bestimmter Art hervorzubringen.

Der älteste Anfang des Pflanzenlebens in frühen Zeiten der Erde entzieht sich genauer Forschung, leidet zu sehr an der Unzulänglichkeit der paläontologischen Reste, als dass er hier erörtert werden müsste, und ist insoweit, als er Forschungsgegenstand geworden ist, aus Gründen eben dieser Unzulänglichkeit des Materials auch für die weiteren sich an den dunklen Anfang anschliessenden Thatsachen ohne tiefe Bedeutung. Die weiter fortgeschrittenen, schon von einander nach mehreren Richtungen abweichenden Pflanzen sind allein erst so gut erhalten, dass ein geregeltes Studium mit ihnen begonnen werden kann, und sie zeigen bekanntlich schon in der Steinkohlenflora eine hohe Fülle von Pteridophyten (Gefässkryptogamen), der an dem zugehörigen Orte dieses Handbuches[1]) kurze Erwähnung geschieht.

Stufenfolge der höheren Pflanzengruppen und ihre gemeinsame Ausbreitung. — Von grosser Wichtigkeit ist die Thatsache, dass die morphologisch anerkannte grosse Stufenleiter im Pflanzenreiche von den Thallophyten aufwärts bis zu den Angiospermen in ihren grossen Grundzügen übereinstimmt mit dem Auftreten der stets höhere Organisation verrathenden Gruppen in ihren uns palaeontologisch erhaltenen Resten. Diese Betrachtungen sind ebenfalls schon an anderer Stelle dieses »Handbuches«[2]) von SADEBECK an die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Pteridophyten und Gymnospermen angeknüpft, und von morphologischem Standpunkte aus ist die Grundlage zu diesen Betrachtungen — die Verwandtschaft und Stufenleiter in der Organisation — von mir in meiner Abhandlung über die Morphologie der Phanerorgamen[3]) ebenfalls berührt.

---

[1]) Band I, pag. 147—148 in der Abhandlung von Prof. SADEBECK.

[2]) Bd. I, pag. 326k, am Schluss der Abhandlung. —

[3]) Bd. I, pag. 691—692.

»Wir erkennen aus den palaeontologischen Untersuchungen auf das Genaueste, dass die geologischen Befunde dieselbe Reihenfolge im Auftreten der Organismen auf unserem Planeten nachweisen, wie sie an der Hand der Entwicklungsgeschichte gefunden wurde« (SADEBECK, a. a. O.), dieser Satz bezeichnet die wichtige Sachlage. Auffällig ist aber dabei, dass das Auftreten irgend einer bedeutenden, später zu grosser Allgemeinheit auf der Erde gewordenen Pflanzenklasse durchaus nicht den Beginn der grossen geologischen Perioden (in ihrer freiheitlichen Auffassung) charakterisirt, sondern oft mitten in eine solche hineinfällt, sofern den palaeontologischen Resten zu trauen ist. So charakterisirt das Auftreten der Coniferen schon die Steinkohlenperiode, da in ihr die Stämme, Rinden und Blätter der Cordaiteen einen wesentlichen Antheil an der Kohlenbildung nehmen; aber auch sie haben in den Calamodendreen nach SCHENK's Darstellung[1]) Vorläufer, welche ihr erstes Auftreten noch weniger bezeichnend für jene Erdperioden machen, da diese zwischen den Coniferen und Cycadeen stehende Formenreihe vom Devon bis in das Perm hineinreicht. Dann aber folgen lange Zeiten der Erdgeschichte, während welcher die Farne der Steinkohlenperiode und die in ihr anerkannten Coniferen und Cycadeen nicht weichen, bis nach dem monotonen Charakter der Flora der Trias zu Beginn der jurassischen Epoche eine Umbildungsbewegung sich geltend macht und einige seltene Monokotylen den in veränderten Formen vorherrschenden Farn- und Zapfenpflanzen zugesellt. Auch die letzteren sind in dieser Zeit noch sehr allgemein verbreitet: von Spitzbergen bis nach Ost-Indien und von den Inselgruppen, welche damals Europa bildeten, bis nach Irkutsk in Sibirien sind dieselben Formen von Cycadeen und Coniferen in ihren fossilen Resten verbreitet gefunden, die der Flora nach der Meinung der Palaeontologen einen sehr monotonen Stempel aufgedrückt haben[2]). In neuster Zeit hat man die Verbreitung derselben oder sehr nahe verwandter Organismen auch über den Aequator hinaus bis wenigstens nach Australien aufdecken können; die an der Ostseite dieses Kontinents und in Tasmanien aufgefundenen und von FEISTMANTEL[3]) untersuchten Pflanzen der älteren Formationen enthalten die bekannten Gattungen Indiens, solche vom Altai und theilweise auch wiederum von den südafrikanischen Karroo-Schichten (z. B. *Glossopteris)* aus den Abtheilungen der Equisetaceen, Farne, Lycopodiaceen, Cycadeen und Coniferen, wo nur der bemerkenswerthe Umstand aufgefallen ist, dass in Australien die gleichen Gattungen in geologisch älteren Formationen aufgefunden zu sein scheinen als in Indien und Sibirien — ich sage »scheinen,« weil ja die Altersbestimmungen für weit entfernte Continente oft ihre Schwierigkeiten hinsichtlich des relativen Zeitmaasses haben. Aus allem geht das für allgemeine Betrachtungen Wichtige hervor, dass bis zur Kreide hin dieselben Pflanzenordnungen, die damals in Pteridophyten und Gymnospermen ihre höchste Entwicklung gefunden hatten, mit einer Gleichmässigkeit der Verbreitung, welche nicht einen scharfen Zug der gegenwärtigen Trennung nach Florenreichen aufzuweisen hat, die Flora der Erde zusammengesetzt haben. —

Erst allmählich kamen dann die Angiospermen zur Entfaltung ihres jetzt die Gymnospermen so weit überflügelnden Reichthums an Formen; die Monokotylen haben schon in der unteren Kreide eine kräftige Entfaltung aufzuweisen; aber auch die Ausbreitung der jetzt am mächtigsten entwickelten Entwicklungsstufe in der Vegetation der Erde, nämlich die der Dikotylen, fällt nicht in den Anfang, sondern in die Mitte dieser mit am festesten geologisch abgegrenzten Periode der Kreide. »Obwohl nach unserer Ansicht« — äussern sich Saporta und Marion[1]) — »dieses Auftreten der Dikotyledonen alle anderen Erscheinungen beherrscht, hat dasselbe doch weder in der reinen Schichtenlehre noch in der gewöhnlichen Palaeontologie seinen bestimmten Platz erhalten, obgleich seine Zeit mit ziemlicher Sicherheit in den Horizont des Cenoman verlegt werden kann.« — Wenn man also der geologischen Eintheilung der Erdgeschichte in grosse Perioden Sicherheit zutraut, so würde sich daraus ergeben, dass die Entfaltung der mächtigsten und jetzt die Vorherrschaft auf Erden führenden drei Entwicklungsstufen von Blüthenpflanzen sich inmitten grosser erdgeschichtlicher Abschnitte vollzogen hat, während ihre unbekannte erste Entstehung vielleicht in den Anfang derselben gefallen ist. Uebrigens scheint es sich ähnlich mit der Thierwelt zu verhalten, da die ersten Säugethiere (Beutelthiere) in die Grenze zwischen Trias und Jura fallen und auch seit jener Zeit nur an innerer Entfaltung mit specialisirter Verbreitung zugenommen haben.

---

[1]) In ZITTEL's Handbuch der Palaeontologie, Bd. II, pag. 234—240.

[2]) Vergl. SAPORTA, Die Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen; übers. v. C. VOGT (1881), pag. 187.

[3]) Notes on the fossil Flora of Eastern Australia u. Tasmania; (Journ. and Proceed. of R. Soc. of New South Wales in Sydney, Bd. XIV, [1880] pag. 103—118.)

Blüthenentwicklung. — In den nun vollzählig vorhandenen oberen Pflanzengruppen scheint sich von allgemeineren Erscheinungen dann zunächst die höhere Entwicklung der Blüthenorgane zu gesicherter Kreuzbefruchtung herausgebildet zu haben, indem mit alleiniger Ausnahme der Gymnospermen, welche Windblüthler (»Anemophilen«) geblieben sind, die beiden Stufen der Angiospermen[2]) in der weitaus grösseren Menge ihrer Repräsentanten allmählich der Insektenbefruchtung sich accomodirten und »Entomophilen« wurden. Dies ist von Dr. H. Müller in diesem Handbuche schon ausführlich genug besprochen[3]) und bedarf hier nur des Hinweises. — Obwohl sich viele Ordnungen der Angiospermen so gut wie ausschliesslich entweder nur in der Wind- oder nur in der Insektenbefruchtung bewegen, hat diese Verschiedenheit doch zu keinen durchgreifenden Trennungen verwandtschaftlicher Art geführt, so dass sie nur als ein Charakter von geringerer Bedeutung für Ermittlung des Ursprungs irgend einer Pflanzengruppe gelten kann. Dies beweisen zahlreiche Fälle, wo aus dem Kreise einer sonst entomophilen Ordnung einzelne Repräsentanten ausschliesslich Windbefruchtung haben[4]) (z. B. *Poterium* und *Sanguisorba* unter den Rosaceen, während *Alchemilla* Insektenbefruchtung besitzt; alle drei Gattungen zeichnen sich aber zugleich durch den Mangel der Corolle aus, die sonst bei den Rosaceen so hoch ausgebildet ist), und ausserdem das wirre Durcheinandergehen der Befruchtungsart in einzelnen grösseren Verwandtschaftskreisen, über deren wirkliche Zusammengehörigkeit kein Zweifel bestehen kann. Wenn also auch die Entwicklung grosser Blumen mit allen Einzelvorrichtungen zur regelrechten Insektenbefruchtung ein erst in den jüngeren Zeiten des Bestehens der Angiospermen (zumal seit dem mittleren und unteren Tertiär) erworbener Charakter zu sein scheint, so dürfen deshalb dennoch die Windblüthler weder als in niederer Organisationstufe stehend betrachtet werden, noch darf man ihren Ursprung aus eben diesem einen Grunde der Windblüthigkeit allein schon auf die ältesten angiospermen Gruppen zurückführen wollen, weil diese ja in der Kreide fast ausschliesslich als Windblüthler auftraten und sich sehr wohl bis zur Gegenwart fortgepflanzt haben können. Es müssen dafür in solchen Fällen andere Rücksichten geltend werden, obwohl nicht gesagt werden soll, dass die Befruchtungsart gar nicht auch für Entscheidungen solcher Art in Frage kommen könnte.

---

[1]) Die palaeontolog. Entwicklung d. Pflanzenreichs, pag. 15, (Internat. wiss. Bibl., Bd. 54.)

[2]) Ich behalte diese Bezeichnung für Mono- und Dikotylen zusammen entsprechend der »Morphologie der Phanerogamen« in Bd. I. pag. 674 dieses Handbuches bei, obwohl in anderen Abhandlungen das Synonym Metaspermen dafür angewendet ist. Besonderen Werth lege ich nicht auf die Ausdruckswahl.

[3]) Bd. I, Abhandl. I. Kapitel 18: Ursprung der Blumen; s. besonders pag. 92.

[4]) Vergl. Müller's Abhandl. a. a. O., pag. 74. (Rückkehr der Blumen zur Windblüthigkeit).

Die hauptsächlichste Rücksicht aber erfordert die Betrachtung der Blüthenorgane in dem Sinne der sich steigernden und zu complicirterer Funktion überleitenden Metamorphose, wie es in dem systematischen Theile ausführlicher zu erörtern sein wird.

Beziehungen zwischen Alter, Organisationshöhe und Ausbreitungsfähigkeit. — Wenn man die in allen Beziehungen hinsichtlich der Landfloren bestehende Oberherrschaft der Blüthenpflanzen, und unter diesen wiederum die der Angiospermen in das Auge fasst, so scheint das Gesetz von A. Gaudry, welches dieser Schriftsteller beim Entwurf eines Bildes der Verkettungen der Thierwelt vom paläontologischen Gesichtspunkte aus aufstellte, und dem sich auch Saporta und Marion anschliessen, gerechtfertigt zu sein, dass die höheren Wesen sich schneller verändern als die niederen; denn diesem abgeleiteten Gesetze entspricht es, dass die Angiospermen sich zu der grössten Mannigfaltigkeit der Arten aufgeschwungen haben. Unter Vervollkommnung der Organisation wird dabei die Differenzirung in den wichtigsten Organen verbunden mit Vereinigung der einheitlichem Zwecke dienenden Theile und Reduction der letzteren auf die geringste nothwendige Zahl[1]) verstanden, so dass die seit lange verschieden ausgerüsteten neben einander bestehenden Reihen von Organismen mit sehr verschiedenen Kräften und sehr verschiedenen Aussichten auf Erfolg im Streben nach grösserer Ausbreitung sich immer enger begrenzte Functionen erwerben und sie immer ausschliesslicher und sicherer mit Hülfe ihrer complicirter gewordenen Organe ansüben. Die dabei mögliche Mannigfaltigkeit ist thatsächlich nur bei den Angiospermen sowohl hinsichtlich ihrer Lebensweise als auch hinsichtlich ihrer Sexualitätserscheinungen vorhanden; sowohl das Leben des einzelnen Individuums als auch die Ziele zur Entstehung der Nachkommenschaft spielen sich in den verschiedensten Rahmen ab.

Um deswillen werden ja auch Mono- und Dikotylen als höchste Pflanzenstufen bezeichnet; es würde aber irrig sein, wenn man annehmen wollte, die älteren und nicht zu höheren Klassen fortentwickelten Typen müssten an sich eine geringere Ausbreitungsfähigkeit auf der Erde besitzen. Es können im Gegentheil die Organismen von sehr altem Typus und niederem Klassenrange, wenn sie nur befähigt waren, den jüngeren Umgestaltungen der Erde zu folgen und ihre eigene Fortentwicklung darnach einzurichten, von Alters her bis auf die Jetztzeit dieselbe oder eine noch gesteigerte Rolle in der Gesammtvegetation der Erde spielen, wenn sie auch ihr individuelles Leben und die Bildung der

---

[1]) Nägeli, Mechan.-physiologische Theorie der Abstammungslehre, Capitel IX. — »Die grössere Zahl der Organe ist also nicht das Merkmal einer höheren Stufe, sondern im Allgemeinen das Gegentheil davon, und die quantitative Verschiedenheit, welche in einer Menge von Abstufungen besteht, ist unvollkommener als der Zustand, in welchem nach Unterdrückung aller Uebergänge bloss die wenigen ausgeprägten Bildungen übrig bleiben und unvermittelt neben einander liegen.« (pag. 519.)

Nachkommenschaft in einer einfacheren und gleichmässigeren Weise ablaufen lassen. So sind die Tange von ihrer unbestrittenen Vorherrschaft in den Oceanen noch nicht verdrängt und haben nur in den süssen Gewässern den grösseren Spielraum an die Angiospermen abgegeben, obwohl sie der älteste Typus des jetzigen Pflanzenreichs sind. Um von den in hocharktischen Gegenden mächtig entwickelten Moosen bei dem ungewissen geologischen Alter dieser Klasse[1]) zu schweigen, so sind zwar die Lycopodiaceen und Equisetaceen der Jetztzeit nur noch ein schwacher Abglanz ihrer in den paläozoischen Perioden entwickelten Fülle, aber sie sind doch noch erhalten, und die Farne haben inmitten der tropischen Fülle neuerer Formen an vielen Stellen der Erde, zumal auf Inselgebieten, sich zu einem Artenreichthum weiter entwickelt, der vielleicht dem der alten Perioden ähnlich ist, und es haben sich viele der mächtigsten Formen gerade aus ihnen ziemlich unverändert, wie es scheint, forterhalten; so z. B. die Marattiaceen, von denen schon die obere Steinkohle Formen von grosser Aehnlichkeit mit denen der Jetztwelt aufweist. Andere Typen der Farne sind jüngeren Ursprungs und zeigen, dass bei ihnen eine eigenartige Fortentwicklung stattfand; so z. B. die interessanten Schlingformen der Gattung *Lygodium*, deren älteste Arten dem gegenwärtigen Standpunkte der Kenntnisse zu Folge nicht weiter als bis zum Schluss der Kreideperiode hinaufreichen. Und dabei haben es auch die Farne zugleich verstanden, sich den jüngsten auf der Erde herausgebildeten Klimaten in ihrer eigenen Lebensperiode derartig anzupassen, dass sie gerade wie die Lycopodiaceen dem nordischen Florenreich noch in einer kleineren Zahl von Arten als Bürger angehören und in einigen Formen, wie *Woodsia hyperborea* und *glabella*, als einheimische Charakterpflanzen der hocharktischen Flora auftreten.

Es bedarf dann nur noch des Hinweises auf die Wichtigkeit und die stellenweise sich geltend machende Alleinherrschaft der Coniferen in der Jetztzeit, besonders im kühleren Theile der gemässigten Zonen beider Erdhälften, wo weder Monokotylen noch Dikotylen ihnen zu folgen vermögen und wo von Dikotylen am ehesten noch solche Formen sich unter sie mischen und die von ihnen vollzogene Waldbedeckung der Landschaft ergänzen, welche ihrer Blüthenorganisation und ihres geologischen Alters wegen mit zu den »niederst organisirten« Dikotylen gerechnet werden, um daran zu erinnern, dass die einst in Trias und Jura herrschenden Gymnospermen in solchen jüngeren Typen (wie *Pinus, Abies)* und in so alten Typen (wie *Araucaria)* noch heute so zahlreich vorhanden sind, dass sie gewiss als vorherrschende Gewächse aufgezählt werden müssten, wenn aus den in fossilen Zustand übergegangenen Resten der jetzigen Wälder von Skandinavien, Canada, Sibirien oder von Valdivien ein Urtheil über die Vorherrschaft der einen oder anderen Pflanzenklasse gefällt werden sollte. — Das Endergebniss dieser Betrachtung lautet also: die in der Complicirtheit der Organe und im relativ jugendlichen geologischen Alter sich ausdrückende höhere Stufe ist nicht so aufzufassen, als wenn die älteren, auf niederer morphologischer Höhe stehenden Organismen an sich schon deshalb minder lebensfähig, ausbreitungsfähig und leistungsfähig hinsichtlich der Umänderungen wären, welche nothwendiger Weise unter den wechselnden Lebensbedingungen verschiedener Erdperioden an den sich durch sie hindurch fortpflanzenden Typen vor sich gehen müssen.

---

[1]) In den ganzen primären und secundären Schichten ist bis jetzt von Moosen keine Spur aufgefunden worden.

Auch diese niederen Klassentypen sind in ihrer Weise mit fortgeschritten und haben eine Weiterentwicklung ihrer Art gehabt, welche sie lebensfähig erhalten hat.

Noch auf einen zweiten Punkt ist aufmerksam zu machen: es heisst gewöhnlich, dass auf die Zeit, in welcher die Farne prädominirten, die Periode des Vorherrschens der Gymnospermen (Coniferen) gefolgt sei, dass dann die ersten Monokotylen aufgetreten und zur grösseren Entfaltung gelangt seien, und zum Schluss die Dikotylen erschienen und als jüngste, höchste Pflanzenstufe die Herrschaft erhielten; man erinnert sich dabei des Auftretens von Palmen noch im Tertiär an solchen Stellen, wo jetzt nur dikotyle Bäume — wenn auch gemengt mit monokotylen Kräutern — zu finden sind, und meint diesen in den physiologischen Lebensbedürfnissen der monokotyledonen Bäume liegenden Wechsel mit ihrer geringeren Lebens- und Anpassungsfähigkeit erklären zu können. — Diese Darstellung könnte richtig sein, wenn folgende Stufenleiter der Organisation bewiesen wäre:

Pteridophyten → Gymnospermen → Monokotylen → Dikotylen →;

es ist aber nur die geologische Aufeinanderfolge derartig bewiesen und es wird daher zwar Niemand folgende Stufenleiter ohne paläontologische Stütze vertheidigen wollen:

Pteridophyten → Gymnospermen → Dikotylen → Monokotylen;

aber es muss die Selbständigkeit der Mono- und Dikotylen betont werden, welche sich in den mannigfaltigsten Zügen der Organisation beider Klassen äussert. Es ist niemals gelungen, ein Zwischenglied aufzufinden, welches die Fortentwicklung der Monokotylen zu Dikotylen anschaulich machte und damit den Dikotylen einen höheren Rang ertheilte, sondern es scheint, dass die Monokotylen seit ihrer Entstehung sich zu Monokotylen vollkommenerer Organisation fortentwickelt haben, und dass die vermuthliche Abstammungsreihe, welche zugleich der Systemhöhe entsprechen soll, sich in grösster Kürze etwa so gestaltet:

$\left\{\begin{array}{l}\text{Pteridophyten} \rightarrow \text{unbekannte ausgestorbene Zwischenglieder} \rightarrow \text{Monokotylen} \rightarrow \\ \text{Pteridophyten} \rightarrow \text{Gymnospermen} \rightarrow \text{einfache und höhere Dikotylen} \rightarrow\end{array}\right.$

Demnach brauchen die Monokotylen nicht, weil sie die ältere Klasse in der Erdgeschichte darstellen, die niedere zu sein, sie haben im Gegentheil den Vortheil des früheren Auftretens insofern für sich, als sie in ihrer längeren eigenartigen Entwicklung grössere Fortschritte in der Ausbildung ihrer angiospermen Charaktere haben machen können, als die Dikotylen. Denn wenn eine pteridophytische Ordnung, z. B. die Rhizocarpeen, seit der jüngsten Tertiärperiode Umwandlungen der Art erlitten hätte, dass sie den Angiospermen beigezählt werden müsste, und einen ganz neuen Stamm derselben bildete, so würde derselbe doch wegen der Kürze seiner Entwicklung in der Blüthenorganisation weit hinter Pflanzen wie Compositen, Papilionaceen, Umbelliferen zurückstehen müssen, da letztere ihre Organisationshöhe nur in langen Zeiträumen durch divergente Weiterentwicklung erreicht haben.

Ich selbst bin nicht geneigt, in den Monokotylen einen niedriger organisirten Typus der Angiospermen zu erblicken, als in den Dikotylen, sondern in beiden zwei ganz verschiedene Typen, von denen der der Monokotylen geologisch weiter zurückreicht.

Die Umänderungsbedingungen für Organisation und Wohnort. — Bei der Erwähnung der Fortentwicklung bestehender Gruppen in gegenseitiger Concurrenz und mit dem dadurch bewirkten Untergange gewisser Formen von

Lebewesen sind wir zu dem von DARWIN so ausgezeichnet ausgearbeiteten Theile der descendenz-theoretischen Betrachtungen angelangt, dessen allgemeine Grundlage hier mit Fug und Recht als bekannt vorausgesetzt werden darf. Den ausführlichen und weit bekannten Schriften DARWIN's selbst ist für unsere Zwecke die kleine Originalschrift von WALLACE: »On the Tendency of Varieties to depart indefinitely from the Original Type«[1]) anzureihen, deren Zweck war zu beweisen, dass 1. die natürlichen Varietäten die Möglichkeit und Nothwendigkeit haben, sich immer mehr von ihrer Stammart hinsichtlich ihrer Organisation zu entfernen, und dass 2. der in damaliger Zeit noch für giltig angenommene Gegenbeweis durch die in Cultur entstandenen Varietäten, denen man eine unbegrenzte Rückkehr zur Organisation der Stammform zutraute, ungültig sei. — Es mag hier weiter auf die gerade für diesen Theil der Botanik hochwichtigen Schriften NÄGELI's: »Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art«[2]); »Ueber den Einfluss äusserer Verhältnisse auf die Varietätenbildung im Pflanzenreiche«[3]); und »Ueber die Bedingungen des Vorkommens von Arten und Varietäten innerhalb ihres Verbreitungsbezirkes«[4]) hingewiesen werden, ebenso auf M. WAGNER's »Naturprocess der Artbildung«[5]), um die Einzelheiten, die hier nicht angeführt werden können, aber zum Verständniss des Folgenden nothwendig sind, in ihrem vollen Umfange zu bezeichnen. Es sind dann nur noch die an die »Arten« und ihre »Abarten (Varietäten)« geknüpften Betrachtungen auf grössere Gruppen, die bekanntlich als Gattungen, Familien oder Ordnungen bezeichnet werden, auszudehnen — wobei man sich leider immer weiter vom Boden der unbestreitbaren Thatsachen entfernen muss — um die nothwendige descendenz-theoretische Grundlage zu den hier vorliegenden Zwecken verwerthen zu können.

Die morphologischen Umänderungsbedingungen für die Fortentwicklung der Organismen bestehen, in grössester Kürze zusammengefasst, in den uns durch die Geologie bekannt gewordenen oder auch nur wahrscheinlich gemachten Veränderungen der Vertheilung von Land und Wasser auf der Erde, in den dauernden oder periodischen Aenderungen des Klimas unter den verschiedenen Breiten, und in den Gegenwirkungen der jederzeit vorhandenen Organismen. Alle diese Bedingungen, die in dieser gemeinsamen Zusammenwirkung wenigstens seit der Kreideperiode auftraten, bestehen auch heute noch fort, und die Naturforschung hat daher den Weg eingeschlagen, die ganz geringen Veränderungen, die sie in jüngster Zeit in der Natur als sehr wahrscheinlich vorgegangen annehmen darf oder die sie künstlich im Kleinen hervorrufen kann, in ihrer Einwirkung auf kleine Genossenschaften von Organismen zu studiren und dadurch ein dunkles Bild von den grossen Vorgängen vergangener Erdperioden mit gewaltigen Veränderungen zu gewinnen.

Es ist aber nicht nothwendig immer anzunehmen, dass beispielsweise beim Klimawechsel in den jüngeren Erdperioden an einem beliebigen Ort der Erde aus einer bestehenden Art eine neue wurde; eine noch einfachere Folge würde das Fortwandern dieser Art in eine andere Landschaft gewesen sein, wo das für sie nothwendige Klima des früheren Ortes auch später noch herrschte. Dieses Fortwandern ist bekanntlich auch den Pflanzen durch die Beweglichkeit ihrer Samen leicht, wenn auch nur in sehr kleinen Schritten möglich, und diese langsame Beweglichkeit genügt bei langsamer klimatischer Veränderung. Die Veränderungen der äusseren Bedingungen können also sowohl eine Veränderung der Arten, als auch eine Translocation derselben gleichbleibenden Arten erzielen, im ersteren Falle das System und im letzteren die Florenreiche beeinflussen.

---

[1]) Journal of the proceed. of Linn. Soc., Zoolog. vol. III, London 1859, pag. 53—62.

[2]) 2. Aufl., München 1865.

[3]) Sitzungsber. d. k. bayer. Akad. d. Wiss., München 1865, II, pag. 228—284.

[4]) Ebendaselbst, Bd. II, pag. 367.

[5]) Ausland 1875, pag. 570—593; es soll in dieser Studie wie in des Verfassers früheren Arbeiten nachgewiesen werden, dass die Umbildung der Arten durch geographische Isolirung erfolgt sei.

Selten allerdings werden bei der Veränderung der Wohnplätze einer Art die übrigen äusseren Bedingungen, besonders die Wechselbeziehungen zu der sonstigen Lebewelt, am fremden Orte ungeändert sein, und es ist daher das wahrscheinlichste, dass eine solche auswandernde Art mit dem Wechsel ihres Wohnorts zugleich einen morphologischen Wechsel eingeht, mit anderen Worten: dass aus ihr eine neue Art wird. Die Veränderung der äusseren Bedingungen ändert daher, wenn sie auf eine verschiedene geographische Vertheilung der in einer gegebenen Epoche vorhandenen Pflanzen hinzielt, in der Regel zugleich auch die Artcharaktere selbst, ändert also die Florenreiche und das System in denselben doppelseitig veränderten Formen.

Der Wechsel wird als ein »morphologischer« bezeichnet, weil es nothwendig ist, die Arten aus ihren äusseren Merkmalen zu erkennen und als solche zu beschreiben. In Wirklichkeit neige ich der Meinung zu, dass die Umänderungen, die mit einer sich umbildenden Art vor sich gehen, physiologisch, besser gesagt »biologisch« sind, sich also z. B. in Aufsuchung anderer Standorte und damit verbundener anderer Lebensweise, in Gewöhnung an andere Minimal- und Maximaltemperaturen für ihre specifischen Verrichtungen, in Erlangung einer veränderten Blüthezeit und Fruchtreifedauer u. a. zuerst äussern. Erst nach solchen vorausgegangenen, viel schwieriger wahrnehmbaren und festzustellenden inneren Veränderungen dürfte die wirkliche morphologische Umgestaltung vor sich gehen.

Ich glaube diese Meinung vereinigen zu können mit der von Nägeli in seinem jüngsten bedeutenden Werke[1]) veröffentlichten Satze, dass entstehende Variationen zuerst im »Idioplasma« und nachher erst am Organismus auftreten.

Als Idioplasma bezeichnet Nägeli — ohne einen bestimmt anatomischen Begriff damit zu verbinden — das die bestimmte und eigenthümliche Entwicklungsbewegung hervorbringende Anlageplasma, welches zu einer bestimmten Pflanze und zu einem bestimmten Organ einer bestimmten Pflanze nothwendig werden muss; jede wahrnehmbare (später morphologisch sichtbar auftretende) Eigenschaft ist als Anlage im Idioplasma vorhanden, und »es giebt daher ebenso viele Arten von Idioplasma als es Combinationen von Eigenschaften giebt. Jedes Individuum ist aus einem etwas anders gearteten Idioplasma hervorgegangen, und in dem nämlichen Individuum verdankt jedes Organ und jeder Organtheil seine Entstehung einer eigenthümlichen Modification oder eher einem eigenthümlichen Zustand des Idioplasmas.« Diese Anführungen waren nothwendig für diejenigen, die sich mit Nägeli's Gedankengang noch nicht vertraut gemacht haben. Uns berührt hier nun die Frage hinsichtlich der äusseren Einflüsse, ob dieselben in erster Linie die Eigenschaften des entwickelten Organismus oder das Idioplasma verändern. Nägeli meint (a. a. O. pag. 171), dass man zwar zu der Meinung hinneigen könne, dass zuerst das Merkmal im entfalteten Zustande sich ausbilde und hernach erst das Idioplasma demgemäss umändere, weil die äussere Ursache auf den entwickelten Organismus wirkt. Die Erfahrung aber zeige, dass die Umbildung am Individuum nicht mit der äusseren Einwirkung Schritt hielte, weil manche Veränderungen erst dann einträten, wenn eine ganze Reihe von Generationen unter jener äusseren Einwirkung gestanden hätte. Denn wenn auch ein dauernder Reiz ein Individuum während seines ganzen Lebens getroffen hat, ist die von ihm erzielte Veränderung doch nur äusserst gering im Vergleich mit der Veränderung, die schliesslich nach einer sehr grossen Zahl von Generationen erfolgt und als neue Eigenschaft irgend eine ältere ersetzen soll. Dieser Reiz kann nur auf die dieser bestimmten Einrichtung entsprechende Idioplasmagruppe einwirken, ändert dieselbe in der ersten Generation nur sehr wenig um, vererbt sich aber im Idioplasma auf die folgende Generation etc. »So bildet sich unter dem Einfluss des bestimmten Reizes vielleicht durch tausend und mehr Generationen eine Anlage aus, die, wenn sie fertig ist, zur sichtbaren Eigenschaft sich entfaltet und die bisherige Eigenschaft, die nun latent wird, verdrängt.« —

---

[1]) Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München und Leipzig, 1884.

In dieser Weise soll also hier die Umbildung der Arten zu neuen Formen aufgefasst werden, wobei die vielgenannten »äusseren Bedingungen« als Reize wirken; sie bewirken schliesslich — in wie langer Zeit ist unbestimmt und in keinem Falle gleich — eine Veränderung an systematisch festen »Arten« und höheren Einheiten, oder eine Veränderung in den Wohnplätzen kleiner und allmählich grosser Areale, oder am häufigsten in beiden Beziehungen.

Herausbildung der Florenreiche durch Klimawechsel und geologische Trennungen. — Es ist oben betont, dass in den alten Erdperioden bis etwa zum Jura aufwärts nach den phytopalaeontologischen Resten zu urtheilen, die Flora eine sehr gleichmässige Vertheilung gehabt haben müsse. Es ist oft von der Unzulänglichkeit palaeontologischer Reste, zumal für die Darlegung der Geschichte des Pflanzenreiches und mit Recht die Rede gewesen, da so oft die Bestimmungen durch die Mangelhaftigkeit des Materials auf schwachen Füssen stehen. Hier ist aber auf eine andere Unzulänglichkeit der palaeontologischen Reste hinzuweisen, aus der die Wahrscheinlichkeit einer früher sehr grossen Gemeinsamkeit in der geographischen Vertheilung jener alten Pflanzen noch viel stärker hervorgeht. Es ist kein Zweifel, dass von allen Pflanzenarten, welche jemals existirt haben, nnr ein sehr geringer Bruchtheil uns im versteinerten Zustande aufbewahrt sein kann; es sind daher auch nur geringe Aussichten dafür vorhanden, dass an getrennten Orten unter ganz verschiedenen äusseren Umständen gerade dieselben Arten aus der geringen Zahl von überhaupt zur Fossilisirung gelangenden erhalten geblieben sein sollten. Wenn nun also trotzdem die Anzahl derjenigen alten Gattungen und sogar Arten, welche aus gleichnamigen oder ungleichnamigen Schichten in sehr verschiedenen Ländern — wie beispielsweise West- und Mittel-Europa, Sibirien, Indien, Ost-Australien, Süd-Afrika — bekannt geworden sind, so gross ist, wie sie nach den zusammenfassenden Darstellungen der Palaeontologie ist, so lässt sich daraus errathen, wie weit verbreitet dieselben alten Pflanzentypen in jenen früheren Erdperioden gewesen sein müssen.

Ausgehend von der Thatsache, dass gegenwärtig das Areal aller frei dem Lichte, Wind und Wetter ausgesetzten Pflanzen sich auch bei verhältnissmässig bedeutender Ausdehnung doch in annähernd gleichartigen klimatischen Grenzen hält, überträgt man diese Regel auch auf die Vorzeit und macht aus den unverhältnissmässig grossen Arealen, ausgedehnt über jetzt auf das verschiedenartigste klimatisch beanlagte Länder, den Rückschluss, dass die Klimate jener alten Erdperioden höchst gleichmässig und unter einander ähnlich gewesen seien. Dieser Rückschluss erscheint jedenfalls gerechtfertigter als etwa der, dass die Empfindlichkeit der Pflanzen für klimatische Differenzen sich erst allmählich in den mittleren, jüngeren und jüngsten Erdperioden herausgebildet hätte; man überträgt die aus der jetzigen Flora abgeleiteten Erfahrungen so weit auf die Vorzeit, dass man auch deren Klimate in Rücksicht auf die pflanzlichen Formen, die in ihnen existirten, als seien sie oberflächlich gemessen, in mittleren Wärmegraden ausdrückt. Es giebt thatsächlich kein anderes Mittel, die Vorzeit sonst in dieser Hinsicht vergleichend abschätzen zu können.

Die gleichmässige Vertheilung der alten Flora (welche noch einheitlich für die ganze Erde als devonisch, permisch, triasisch etc. zu bezeichnen ist, nicht wie jetzt als neu-europäisch, neu-indisch, neu-australisch etc.) so, wie wir sie beobachten, lässt noch einen anderen nothwendigen Rückschluss zu, den nämlich, dass der Wanderungsfähigkeit derjenigen Arten (resp. Gattungen), welche an so entlegenen Stellen der Erde auftraten, keine Schranken durch unübersteigliche Continentalsperren oder weite Oceane gesetzt waren. Eine beispielsweise im Herzen Sibiriens entstandene Art musste allmählich von dort bis Ost-Australien oder Süd-Afrika wandern können, wobei der leichten Verbreitung der allerdings damals noch überwiegenden Sporenpflanzen die Tragkraft der Winde für die leichten Sporen zu Hülfe kommen musste.

Es ist dabei das Dogma, dass dieselbe an den verschiedensten Punkten der Erde aufgefundene Pflanzenart von einem Ursprungslande ausgegangen sei, nicht etwa eine unabhängige Entstehung in so und so vielen verschiedenen Ländern gehabt habe, zunächst oberflächlich festgehalten. Unten werde ich ausführlicher darauf zurückkommen.

Diese gleichmässige Verbreitung der Pflanzen hat nun in den mittleren Perioden der Erdgeschichte allmählich aufgehört und ist einer immer mehr nach verschiedenen, in natürlicher Weise zusammenhängenden Ländern specialisirten Verbreitung auf engeres Areal gewichen, so dass es in der Gegenwart unmöglich sein würde, die gesammte Vegetation der Erde treffend nach wenigen Grundzügen zu schildern und ihre Eigenschaften im Vergleich mit denen etwa zur Steinkohlen- oder Jurazeit zu vergleichen. Es ist dies nur möglich, wenn wir den Blick auf engere Räume beschränken, über deren Grenzen zwar die Meinungen getheilt sind und auch zunächst so bleiben mögen; jedenfalls ist aus der einheitlichen Vegetation der Erde in der Gegenwart ein buntes Bild einzelner »Florenreiche« geworden.

Wie sich die Vegetation von Periode zu Periode, bald rascher, bald langsamer morphologisch höher und zugleich reichhaltiger entwickelte, indem neben den höheren Formen jüngeren geologischen Alters zugleich noch die weiter fortentwickelten Typen grösseren geologischen Alters ihre Plätze behielten, so ist seit etwa der Mitte der secundären Perioden eine geographische Charakterverschiedenheit in den Ländermassen der Erde zugleich mit den sich stetig häufenden Organismen in immer höher werdendem Maasse eingetreten, so dass es unmöglich ist, die morphologische (systematische) Differenzirung des Pflanzenreiches ohne die gleichzeitige geographische in wissenschaftlichen Grundzügen zu vergleichen. Es lässt sich annehmen, dass, wenn nicht die allmählich eingetretene Verschiedenheit der Klimate in Zusammenwirkung mit den nun erst recht zur Geltung gelangenden Sperren durch hohe Gebirge als Wasser- und Wetterscheiden die Ausbreitung gewisser günstig beanlagter Pflanzenformen in Schranken gehalten hätte, die systematische, morphologische und biologische Mannigfaltigkeit der jetzigen Florenreiche der Erde niemals hätte zu Stande kommen können; denn wie sollten sonst die nordischen Wälder von Zapfenbäumen, die sommergrünen Laubwälder, die zur trocknen Jahreszeit ihre Blätter abwerfenden und die immergrünen Tropen- und Subtropenwälder in der Mannigfaltigkeit neben einander auf der Erde bestehen, wie sie ist, da doch nicht ein einziger Baum aus einer Waldgattung in eine zweite übergeht? Die kräftigsten, d. h. dem jeweiligen Erdklima am besten angepassten Formen würden die übrigen, sofern sie überhaupt entstanden wären, überwältigt haben. — So hat sich allmählich die wichtige Thatsache herausgebildet, dass die Heimat einer Pflanze einer ihrer unentbehrlichsten Charaktere ist, weil in dem Begriff ihres zugehörigen Florenreichs die ganze Entwicklung, welche sie hat durchlaufen müssen, mit enthalten ist.

Eine Trennung nach Florenreichen, welche sich nur nicht nach den versteinerten Pflanzenresten in einer den übrigen Schilderungen entsprechenden Art beweisen lässt, muss übrigens schon seit den ältesten Schichten der Erde vor sich gegangen und immerfort so geblieben sein: Die Trennung nach einem oceanischen und nach einem terrestrischen Florenreich. In ersterem müssen von jeher die Algen in stetiger Weiterentwicklung gewesen sein, weit verschieden — aber nicht etwa nur mit dem Typus niederer Organisation behaftet — von den Landpflanzen, von denen wir in ausgesprochener Deutlichkeit bekanntlich zunächst die Pteridophyten und hernach die Gymnospermen vor uns sehen, da die jetzt zwischen Algen und Pteridophyten im System stehenden Moose nicht altfossil sind. — Auch das oceanische Florenreich der Tange hat sich dann in den aufeinander folgenden Erdperioden weiter entwickeln und seine zugehörigen Bürger sowohl morphologisch als geographisch specialisieren müssen; diese Dinge lassen sich aber nur aus allgemeinen Urtheilen errathen und ausserdem an der gegenwärtigen Vertheilung der oceanischen Algen einigermassen prüfen; zu genaueren Schilderungen fehlt es an genügend erhaltenem fossilen Material aus dieser Pflanzenklasse. Wir werden später sehen, dass sich ungezwungen das oceanische Florenreich auch jetzt noch nicht weiter in mehrere den Land-Florenreichen gleichwerthige Gruppen zerlegen lässt, und wir dürfen daraus den Rückschluss machen, dass die biologischen Bedingungen der Oceane nicht jenen starken Specialisirungen durch die Klimawechsel unter Herausbildung der Zonen und besonders durch die geologischen Umgestaltungen der Erdrinde hinsichtlich der Configuration der Meeresbecken unterworfen waren, wie es mit den ursprünglich ebenfalls einheitlich beanlagten Festländern und Inseln der Fall war. Es stehen ja auch noch heutzutage alle grösseren Meere miteinander mehr oder weniger in offenem Zusammenhang.

Nach dieser Betrachtung gilt das im vorstehenden Passus über die Herausbildung der Florenreiche gesagte also in seinen starken Zügen nur für die geographische Specialisirung der grossen Continentalmassen und ihrer zugehörigen Inseln, mit Landpflanzen-Bevölkerung in erster, aber auch mit der des süssen Wassers in zweiter Linie.

Feststellung des geologischen und geographischen Beginns in der Specialisirung der Florenreiche. — Es ist beim Standpunkt der heutigen Kenntnisse, wo noch von weitgedehnten Ländermassen der Tropen und südlichen Hemisphäre uns genauere Aufschlüsse über die dortigen Sedimente und ihre etwa miteingeschlossenen Pflanzenreste fehlen, zwar gewagt, sich auf eine gründliche Untersuchung darüber einzulassen, wann und wo die ersten bedeutenden Abweichungen vom früheren Gemeincharakter der alten Pflanzenwelt angehoben haben; doch scheint das Urtheil feststehend, dass es die Nordpolar-Länder, und zwar erst in der Kreideperiode, gewesen seien, die zuerst sich aus dem gleichmässigen Zustande der Landpflanzen-Verbreitung herausgehoben und eine besondere Flora an besonderem Ort (also ein arktisches Kreideformations-Florenreich) gebildet haben. Allgemeine pflanzengeographische Erwägungen stimmen nämlich mit diesem paläontologisch festgestellten Urtheil überein.

Renault hat in seinem der Botanik äusserst werthvollen »Cours de Botanique fossile«[1]) sich etwa in folgender Weise darüber vom geologischen Standpunkt ausgesprochen: In der Steinkohlenperiode war der Einfluss der geographischen Breite noch vollständig Null, wie das die Identität der Species aus den allerentferntesten Kohlenlagern zeigt; überall, in den arktischen wie tropischen Ländern entwickelten sich dieselben Pflanzen in Fülle; wenn während dieser langen Periode Veränderungen auftraten, welche das Aussterben einzelner Arten oder Gattungen zur Folge hatten, so erscheinen diese Veränderungen über den ganzen Erdball ausgedehnt. Auch während der Trias- und Jura-Periode zeigen sich die neu aufgetretenen Pflanzen ähnlich in allen gleichaltrigen Schichten aller Länder, und lassen dadurch eine gleichmässige Vertheilung von Wärme und Feuchtigkeit voraussetzen. Die Gebirge, höher als zur Steinkohlenperiode, sind noch nicht hoch genug, um die Entwicklung eigener Bergfloren zu bedingen; bedeutendere Verschiedenheiten bestanden nur zwischen den Pflanzen trockner und denen feuchter oder sumpfiger Standorte.

---

[1]) Bd. I, Paris 1881: Notions préliminaires pag. 5—9.

In der unteren Kreide (in den Komeschichten) treten am Oumenak-Golf in Grönland (70° n. Br.) einige Tannen[1]) zwischen den schon althergewohnten Cycadeen auf, als erste Anzeichen, dass die geographische Breite Einfluss gewinnt für Hervorbringung bestimmter Formen an bestimmtem Orte. Gleichzeitig zeigen sich *Credneria*[2]) und *Ficus*, wie es scheint, als erste angiosperme Dikotylen, welche in diesem Augenblick der Erdgeschichte die günstigen Bedingungen für ihre Entwicklung finden. Sie werden aber von Schicht zu Schicht häufiger, zumal nach dem Beginn der Tertiär-Periode, in dem Maasse wie die geographische Breite für die Vertheilung der Temperatur wirksamer wird. Der Landgürtel, in welchem ein gewissen tropischen Regionen der Jetztzeit vergleichbares Klima herrschte, verschmälert sich seit der Kreide stetig; zu Beginn des Tertiär finden wir seine Nord-Grenze schon weit von den arktischen Ländern fortgerückt im Norden Englands und Deutschlands, wo der damalige Reichthum an Palmen, Pandanaceen und Musaceen eine damalige mittlere Temperatur von 25° vermuthen lässt. Im Miocen überschreitet diese Nordgrenze schon nicht mehr den Süden Europa's, der sich damals durch die Existenz tropisch-afrikanischer Pflanzen auszeichnete; hier gab es damals auch noch Cycadeen. Im Pliocen ist diese Grenze dann auf etwa 40° nördl. Br. in Süd-Europa herabgerückt.

Herausbildung der gegenwärtigen Verhältnisse. — Diese palaeontologische Schilderung Renault's kann durch einen kurzen Hinweis auf die Veränderungen der jüngsten Erdepochen ergänzt werden, welche fast weniger durch die in Thonen erhaltenen spärlichen Reste von Pflanzen, als durch anderweite geologische Urteile zusammen mit einer rationellen Betrachtung der gegenwärtigen

---

[1]) Im Ganzen sind aus Grönlands Kreide- und Tertiärformation zusammengenommen bis jetzt schon 28 Coniferen bekannt geworden; diese grosse Artenzahl wird nur durch die Cupuliferen mit 26 Arten annäherud erreicht, der sich dann die Farne mit 19 Arten anschliessen. — Diese Zahlenverhältnisse mögen hier gleich beigefügt werden, weil sie deutlicher als irgend etwas anderes die Florenveränderungen an gleicher Stelle beleuchten, da die Coniferen gegenwärtig nur noch dürftig, die Cupuliferen gar nicht mehr in Grönland vertreten sind. Spätere Erdperioden verschieben also sehr häufig neu entstandene Formen weit von ihrem ersten Ursprungsorte.

[2]) Die Richtigkeit der Darstellung erfordert den Zusatz, dass Crednerien ziemlich gleichzeitig an weit entlegenen Stellen der borealen Ländergebiete auftreten, allerdings in der Blattform genug variirend, um die Aufstellung mehrerer verwandter Gattungen zu rechtfertigen. Diese Variation würde jedoch an der Hauptsache nicht viel ändern, und wichtiger ist schon die Frage, ob man fest überzeugt sein darf, dass alle zu *Credneria* gezogenen Blattformen systematisch zusammengehören. Drei Arten kommen im unteren Quadersandstein Sachsens vor (vergleiche Engelhardt in Abhandlungen der naturw. Gesellsch. Isis, Festschrift, Dresden 1885, pag. 55), andere in der böhmischen Kreide, wieder andere (*Protophyllum*, vergl. Lesquereux, The cretaceous Flora, pag. 100) im centralen Nord-Amerika. Die Stellung dieser dikotylen Anfangspflanzen zu den gegenwärtigen Systemgruppen ist dunkel und schwankt bei der Dürftigkeit der Argumente sehr; doch scheint die Gruppe der Urticineen mit den Moreen, zu denen ja auch *Ficus* gehört, einige Wahrscheinlichkeit für sich zu haben (vergl. Velonovsky, Fl. d. böhm. Kreideformation, Hft. I. pag. 18).

Vertheilungsweise der Pflanzen mit ziemlicher Sicherheit festgestellt worden sind: In den von der allgemeinen »tropischen« Flora seit Kreide- und Tertiärperiode entblössten Ländern hatte natürlich eine neue Vegetation Platz genommen, die mit abnehmendem geologischen Alter sich stetig den jetzt existirenden Pflanzenformen näherte, und auch stets mehr von denjenigen Ländern Beschlag nahm, in denen wir die betreffenden Pflanzenformen noch heute finden. Die letzte grosse Verschiebung, die allen Resten der Tertiärflora in den nördlichen Ländern ein gewaltsames Ende machte und dort eine neue, sehr eigenartige Flora hervorrief, geschah während der Glacialperiode, durch die Vergletscherung vieler Länder und Inseln, welche seither vom Eise wiederum befreit sind. Auch in den nicht vergletscherten nordischen Ländern (wie Central-Sibirien) war die Temperatur derartig gesunken, dass nur eine Vegetation dort sich entwickeln (und vielleicht von dort aus später beim Rückgange des Eises in den Nachbarländern sich verbreiten) konnte, deren Jahresperiode durch Winterkälte in zwei scharf geschiedene Abschnitte zerlegt war. Damals hat, wenn wir die rückgängige Bewegung der Eisbedeckung gleich mit einrechnen, die inzwischen sehr veränderte Flora der nördlichen Länder mit dem ihr eigenthümlichen Typus im Wesentlichen die heutigen Plätze erhalten; es hat sich also damals das »Nordische Florenreich« meiner Eintheilung[1]) in seiner gegenwärtigen Physiognomie herausgebildet. —

Inzwischen waren seit der Kreideperiode die übrigen Länder der Erde mit vergleichsweise tropischem Klima nicht im Vegetationsstillstand geblieben; die Fortentwicklung geht ja, wie oben betrachtet, continuirlich weiter, wenn sie auch besondere Erschütterungen zum Anlass rascherer Umänderungen nimmt. Diese Länder standen nun aber, seitdem in den Nordpolarländern ein anderes Klima mit anderem Florencharakter herrschend geworden war, nicht mehr im directen Zusammenhange, da die grossen Oceane auch schon zur Tertiärzeit als gleiche Trennungsmittel bestanden haben wie heute. Sie waren also auf getrennte Fortentwicklung angewiesen und begannen alsbald einen eigenartigen Florencharakter herauszubilden, der mit der Dauer eigenartiger Verhältnisse und der Specialisirung der Klimate an Eigenartigkeit zunehmen musste.

Das tropische Klima beschränkte sich allmählich auf die ihm jetzt zugewiesenen Länder; naturgemäss schaltete sich nördlich dieses Tropengürtels ein Klimagürtel vermittelnd zwischen ihm und dem nordischen Florenreich ein, in welchem aber gleichzeitig die continentalen Verschiedenheiten sich mächtig herausbildeten. Zunächst würde nur daran gedacht werden können, dass die nördlich-subtropischen Länder beider Erdhälften je ein einziges getrenntes Florenreich hätten bilden müssen; doch rief in der Alten Welt die höchst charakteristische Ausbildung der centralen Hochgebirge Asiens mit ihren eingeschlossenen Hochländern und Seebecken vom Himalaya bis Altai eine gewaltige Sperre hervor, durch die neben der eigenartigen Fortentwicklung eben dieser eingeschlossenen Länder Central-Asiens der Westen der Alten Welt (Mittelmeerländer) und der Osten derselben (Ost-Asien) zu analoger, aber getrennt-eigenartiger Weiterbildung veranlasst wurden. Ganz ähnliche Verhältnisse wiederholten sich in kleinerem Maasstabe im mittleren Nord-Amerika. Im Süden des äquatorialen Gürtels musste die Eigenartigkeit der Weiterentwicklung in den dortigen subtropischen Ländern schon aus dem Grunde, weil sie weit von einander durch grosse Oceane getrennt auf sich selbst angewiesen waren, einen starken Charakter erhalten.

---

[1]) Siehe im später folgenden pflanzengeographischen Theil.

Diese kurzen Grundzüge der Ausbildung der »Florenreiche« sollen in einem Kapitel des pflanzengeographischen Theiles hinsichtlich des letzten, einigermassen gut bekannten oder wenigstens muthmaasslichen Schrittes seit der Tertiärperiode ihre Vervollständigung in Bezug auf Verschiedenheit und Charaktereigenthümlichkeit der einzelnen Florenreiche finden. Schon jetzt wird man aber nach dem Gesagten die dort gegebene Florenreichseintheilung erklärlich und der geologisch-klimatischen Fortentwicklung der Erde entsprechend finden, mithin auch das Wesen der »Florenreiche« verstehen. — Was im Vorstehenden mit »eigenartiger Fortentwicklung« bezeichnet ist, würde umständlicher ausgedrückt heissen, dass die einmal bis zur Kreidezeit gleichmässig vertheilten Pflanzenformen nunmehr, da sie an verschiedenem Orte verschiedene Lebensbedingungen fanden, nach den oben (pag. 185) gemachten Andeutungen sich zu verschiedenen Arten, Gattungen, Ordnungen des Pflanzenreiches ausbildeten.

Die Theorien und Hypothesen über den auf Erden seit der Kreideperiode deutlich wahrgenommenen Klimawechsel, welcher auch den geologischen Trennungen und Umbildungen der Continente die nötige Kraft und Wirkungsweise für die Specialisirung der Florenreiche verlieh, gehören nur zum kleinsten Theile in den Rahmen dieser Abhandlung, so sehr sie Bedürfniss der Forschung sind. Es mag erwähnt werden, dass ich dieselben für den Gebrauch der Geographie nirgends besser erörtert gefunden habe, als in dem »Island Life« von A. R. Wallace.

Ableitung einer bestimmten Gesetzmässigkeit für die Umbildung der Floren. — (1. Renault. —) Die eben gemachte Schilderung, enthaltend die thatsächlichen Grundzüge auf Grund aller Erfahrungen aus palaeontologischen und pflanzengeographischen Einzeluntersuchungen, lässt sich noch nach verschiedenen Gesichtspunkten betrachten: Eine sehr einfache Ableitung bestimmter Regeln hat Renault[1]), gemacht, um die Gesammtheit der beobachteten phytopalaeontologischen Erscheinungen darin auszudrücken; als erste Regel nennt er mit wenig deutlicher Ausdrucksweise die Uebereinstimmung der Arten (Loi de concordance des espèces), als zweite deren Aussterben (Loi de leur extinction). Der ersten Regel zufolge haben sich die Floren in derselben Ordnung und gleichzeitig auf der ganzen Erde, seit ihrem ersten Beginn bis zu der Kreideperiode hin, entwickelt; nach der zweiten Regel stirbt eine Pflanzenart, wenn sie in einer bestimmten Region der Erde erlöschen muss, dort für immer aus, und es giebt für sie keine Wiederkehr in den späteren Zeitabschnitten der biologischen Entwicklung jener Region. Die erste Regel behält von den Schichten der Kreideformation an nur noch Gültigkeit, wenn man sie auf die unter gleichen Zonen gelegenen Länder anstatt auf den ganzen Erdball anwendet, wobei die Differenzirung der klimatischen Zonen allmählich von zwei (arktisch und tropisch) bis auf die grosse Zahl der Gegenwart zunimmt.

Es müssen daher die Floren der tropischen Formationen (mit ihrer Fortsetzung in die Gegenwart hinein) *im Gesammtcharakter weniger sich verändert haben als die der Polarländer, und sie stehen dafür mit den früheren Perioden in innigerem Zusammenhange.*

Die zweite Regel kann Ausnahmen geringerer Art durch oscillirende Klimaänderungen erleiden, wenn nämlich eine Art in einer für sie ungünstigen Klimaperiode von ihrer Heimat in ein neues Land fortwandert, und wenn ihr die Rückkehr durch Wiederkehr der früheren günstigen Verhältnisse in ihrer alten Heimat gestattet wird; so sind z. B. während der Eiszeit Pflanzen aus den vereisten Ländern ausgewandert, um nachher dorthin theilweise zurückzukehren. Es gilt also die zweite Regel streng nur für die sich schliesslich vollziehenden dauernden Veränderungen der Lebensbedingungen, dann aber auch in Allgemeinheit. Beide

---

[1]) Cours de Botanique fossile, Bd. I. pag. 7—8.

Regeln sind pflanzengeographisch anzusehen als richtige Formeln für den Entwicklungsgang der Flora in den geologischen Hauptperioden.

2. (ETTINGSHAUSEN. —) Bezüglich der letzten gewaltigen Florenumbildung von der Tertiärzeit bis jetzt hat ETTINGSHAUSEN eine eigenartige Anschauung entwickelt,[1]) welche sich nicht in der Schärfe, mit der sie ausgesprochen war und von ihrem Verfasser vertheidigt wird, bewähren kann. Von der mit den übrigen Schriftstellern auf diesem Gebiete übereinstimmenden Grundlage ausgehend, dass der scharf entwickelte floristische Charakter der einzelnen Länder der Erde, deren Specialisirung in ihrer Entwicklung oben genannt wurde, sich erst in jüngster Zeit herausgebildet haben könne, und zwar besonders dadurch, dass bei dieser Specialisirung viele noch aus älteren Perioden herstammende gemeinsame Pflanzenformen ausgestorben (auf Nimmerwiederkehr) und ersetzt seien durch eine sich vervielfältigende Menge local begünstigter Formen, kommt er zu dem Schluss, dass zur Tertiärzeit überhaupt die jetztweltlichen Florenreiche, auch in ihren allgemeinsten Unterschieden, noch nicht ausgebildet gewesen seien, und dass damals noch eine sehr gleichmässige »tertiäre Mischlingsflora« bestanden habe. Es stellt sich also seine Anschauungsweise die Floren weit entlegener Länder (wie z. B. die von Europa und Australien, von denen das erstere längst von der vom Nordpol ausgegangenen Umwälzung berührt war), noch zur Tertiärzeit in ihren mannigfaltigen Vegetationsformen übereinstimmend vor; später seien dann, um das obige Beispiel zu verfolgen, in Europa die australischen, in Australien die europäischen Typen vollständig oder grösstentheils ausgestorben, ähnlich in allen Ländern, auch in den Tropen. Man sieht, diese Anschauungsweise widerspricht der oben gemachten Schilderung von ganz allmählicher, seit der Kreidezeit vom Nordpol her zunächst für die nördliche Erdhälfte festgestellter Umbildung, nach welcher zur Tertiärzeit schon das nordische Element in Europa einen ganz besonderen Charakterzug bildete; dass damals viele der älteren gemeinsamen, also auch damals wohl in Australien lebenden, Pflanzenformen auch in Europa noch vorkamen, ist an sich schon anzunehmen, weil die Specialisirung der Florenreiche stetig fortgeschritten ist; und es ist auch schon besprochen, dass diese Formen durch die Eiszeit in Europa ausgelöscht werden mussten, während sie sich sowohl in Australien als auch in anderen nördlichen, aber von der Vergletscherung unberührt gebliebenen Ländern, z. B. in Süd-Japan, als eigene, der langen Zeit entsprechende Umgestaltungen zu verschiedenen Arten haben forterhalten können.

Die Stütze der von ETTINGSHAUSEN vorgebrachten Anschauung wird in Tertiärpflanzen Europas gesucht, welche jetzt so gut wie allein in Australien leben, und umgekehrt. Kapseltragende Myrtaceen *(Eucalyptus)*, Casuarinen und Proteaceen sind die hauptsächlichsten Anschlusspflanzen des europäischen Tertiärs an die Jetztflora Australiens, und sie sind besonders bezüglich der letzten Ordnung neuerdings wiederholt Gegenstand kritischer Nachprüfung gewesen.[2]) Dieselbe lässt sich dahin zusammenfassen, dass dieselbe Möglichkeit vorliegt, dass die aufgefundenen Blattabdrücke wirklich von Proteaceen abstammen, als dass sie auf Myricaceen oder Compositen (Tribus Conyzeen) zurückzuführen sind; die Schwierigkeit der Entscheidung liegt in der Unzulänglichkeit des fossilen Materials, sobald nicht richtige Bestimmungsstücke für Pflanzenordnungen in Inflorescenzen, in Blüthen oder Früchten neben den Blättern vorliegen. Sobald letztere fehlen, kann ja auch die Gattung nicht festgestellt werden, und selbst wenn die Blätter zu Proteaceen gehören sollten, kann man nur sagen, dass ihre Blätter grosse Aehnlichkeit mit denen der jetzt australischen Proteaceen-Gattungen *Banksia*, *Dryandra*, *Lomatia* gehabt haben. (Vergl. ENGLER in dessen Entwicklungsgeschichte d. Pflanzenwelt. Bd. II, pag. 153.)

---

[1]) Sitzungsberichte der Wiener Akademie; mathem.-naturw. Classe, Bd. 69—71. Denkschr. d. mathem.-naturw. Classe der Wiener Akademie, Bd. 34 (1875).

[2]) Von BENTHAM in einer Adress to the Linnean Society, London 1870; von SAPORTA in den Comptes rendus 1881, 1 sém. Bd. 92. pag. 1130. (Sur la présence supposée des Proteacées d'Australia dans la flore de l'Europe ancienne.«)

Das Umgekehrte hat ETTINGSHAUSEN in seinen jüngsten Untersuchungen über die Tertiär-Flora Australiens geschildert[1]: »Die Tertiärflora das aussertropischen Australiens ist dem Charakter nach von der gegenwärtig in Australien lebenden Flora wesentlich verschieden, sie schliesst sich überhaupt keiner der lebenden Floren an. Hingegen zeigt sie den Mischlings-Charakter der Tertiärfloren Europas, der arktischen Zone, Nord-Amerika's und wahrscheinlich aller Tertiärfloren. Sie ist also den bis jetzt bekannten Tertiärfloren viel ähnlicher als der heutigen Flora Australiens. Die australischen Charakterpflanzen stehen im Hintergrunde.« Die Beziehungen zu Europa's jetziger Flora werden — um diese allein hier zu nennen — durch die Gattungen *Myrica, Betula, Alnus, Quercus, Fagus, Salix* nach ETTINGSHAUSEN's Bestimmungen repräsentirt; da aber nur Blattabdrücke dafür vorlagen, so ist die Unsicherheit wiederum gross.

Auch hat F. v. MÜLLER[2]) ebenfalls fossile Pflanzen Australiens zu untersuchen begonnen und dadurch das Vorhandensein vieler entweder tropischer oder jetzt echt australischer Formen in der damaligen Flora nachgewiesen, und zwar durch grösstentheils auf Früchte oder fruchttragende Zweige gestützte Bestimmungen, welche immer den Blattbestimmungen vorzuziehen sind. Die Bestimmungen erstrecken sich auf die Gattung *Araucaria*, und auf zu den Proteaceen, Magnoliaceen, Sapindaceen, Menispermaceen und Olacineen frageweise bezogene Gattungen, ohne dass irgend eine boreale Gattung sich hätte nachweisen lassen.

Es ist nach Allem nicht angethan, die Anschauungsweise von der allmählich seit der Kreidezeit durch das Tertiär hindurch bis zur Eiszeit ausgebildeten Florenentwicklung aus uralter Gleichheit zur heutigen Verschiedenheit hin dadurch zu verändern, dass man sich noch die Tertiärflora als ein gleichmässiges Gemisch aller neu entstandenen Ordnungen in allen jetzigen Florenreichen vorstellt. Selbst in solchen Floren, die unter derselben Breitenzone gelegen gegenwärtig mindestens viel Analoga neben einem beträchtlichen Procentsatz gleicher Arten besitzen, wie beispielsweise das mittlere Europa einerseits und das nördliche und mittlere Japan andererseits, sind anderen sehr zuverlässigen paläontologischen Untersuchungen zu Folge durchaus nicht die ganze Tertiärperiode hindurch gleichartige Pflanzengemische herrschend gewesen. Denn nach NATHORST's jüngsten Aeusserungen[3]) über die zwei in Vergleich gesetzten Länder der mittleren nördlichen Zone ist es zwar als feststehend zu betrachten, dass die oligocene und miocene Tertiärflora von Sachalin, Nord- und Mittel-Japan sich nahe an die Flora derselben Schichten in Europa und den nördlich davon gelegenen arktischen Inseln anschliesst (— zweifelhaft soll es sein, ob dasselbe auch für Süd-Japan gelte, oder ob damals dort noch die alte Tropenflora bestanden habe —); aber die jüngere Tertiärflora Japans hat nach NATHORST nur noch einige interessante Analogien mit der Pliocen-Flora Frankreichs, zeigt aber keine beiden Ländern gemeinsame Art mehr; und endlich lassen sich unter 60 sicher bestimmbaren Arten der jungtertiären japanischen Schichten höchstens 3 als identisch mit europäischen Tertiär-Arten erklären *(Taxodium distichum, Liquidambar europaeum, Carpinus pyramidalis)*. — Wir finden also die Verhältnisse gerade so, wie sie der allgemein geschilderten paläontologischen Entwicklung nach für Länder wie Japan und Europa im Einzelnen zu erwarten sind: gleichmässige Umbildung der alten Flora von dem zuerst mit besonderem Klima ausgestatteten Nordpol her (Kreide und älteres Tertiär); innere Differenzirung der umgebildeten Flora in sich bei weiter fortschreitender Verschiedenheit der äusseren Verhältnisse in entlegenen Ländern von ungefähr derselben geographischen Breite (jüngeres Tertiär); Vollendung jener begonnenen Differenzirung (Quartär und Jetztzeit). Ob aber in den Tertiärschichten der australen Länder der drei Kontinente, welche zunächst nicht unter dem Einflusse der am Nordpol entstandenen neuen Pflanzenformen stehen konnten, ebenfalls das ältere Tertiär Gleichheit in den Formen zeigen sollte, welche damals nordischen Ursprungs und jungen Alters waren, erscheint mir bei der geringen Zahl von an gutem Material ausgeführten Untersuchungen noch zweifelhaft, aber aus allgemeinen Gründen und aus dem Vergleich der jetzigen Vertheilungsweise der Ordnungen und Gattungen nicht annehmbar.

---

[1]) Denkschriften d. mathem.-naturw. Classe der Wiener Akademie, Bd. 47 (1883).

[2]) Geological Survey of Victoria, II. Decade, Melbourne 1883: Observations on new vegetable fossils of the auriferous drifts.«

[3]) Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 9, Nr. 18 (11. Juni 1884), pag. 4.

(3. Dyer und Hooker. —) Die südlichen Länder sind bereits mehrfach auch hier, wo es sich nur um principielle Festsetzungen handelt, Gegenstand der Betrachtung geworden und machen noch ein erneutes Eingehen nöthig; bei ihnen nämlich hat die Hypothese um so freieren Spielraum, je weniger Sicheres über ihre geologische Entwicklung bisher im Allgemeinen und über den Charakter der Flora in den früheren Erdperioden bekannt wurde. — Dyer hat in einer kleinen, sehr beachtenswerthen aber hinsichtlich der Beweisführung noch lückenhaften: »Lecture on Plant-distribution as a field for geographical research«[1]) als Endresultat seiner Betrachtungen den Satz abgeleitet, dass die nördliche Hemisphäre immer die Hauptrolle bei der Entwicklung der Floren (systematisch wie geographisch) gespielt habe, dass also stets mehr neue Formen im Norden als im Süden erzeugt und ebenso stets mehr derselben vom Norden nach dem Süden als umgekehrt gewandert seien. Demnach hätte also ganz allgemein ein Vorwärtsschieben neuentstandener Formen vom Nordpol südwärts und allmählich über den Aequator weiter bis zu den Südspitzen der Kontinente stattgefunden, bis zu jener Zeit der Erdgeschichte, wo die Herausbildung der klimatischen Verschiedenheiten im ähnlichen Sinne, als sie jetzt vorhanden sind, unübersteigliche Sperren für die im Norden neu entstandenen Vegetationsformen schuf und damit die australen und tropischen Länder von dem Hauptzuge der neuen borealen Einwanderer abschloss. Es würde dadurch die jetzige Gesammtflora der Erde in ihrem Ursprung auf die nordpolare Area, die durch ihre früheren klimatischen Verhältnisse gewissermaassen einem steten Umformungs- oder Neubildungsherde zu vergleichen wäre, zurückzuführen sein. Diese Hypothese nimmt ihre Hauptstütze aus der Thatsache, dass viele der jetzt in den australen Ländern hervorragenden Charakterformen einzelne Vertreter im Norden haben, einige derselben im lebenden und alle im fossilen Zustande (für die Proteaceen müssten also als boreale Vertreter die vermuthlichen oben erwähnten Blattabdrücke des europäischen Tertiärs, welche dieser Ordnung zugerechnet wurden, gelten), während die jüngsten borealen hervorragenden Charakterformen nicht in denjenigen australen Ländern gefunden sind, welche seitdem in Abgeschlossenheit sich weiter entwickelten.

Damals waren die Bestimmungen Ettingshausen's an den australischen Tertiärpflanzen noch nicht gemacht; nach diesen aber soll, wie oben besprochen wurde, eine Reihe europäischer oder vielmehr borealer Charakterbäume, die jetzt in Australien's Flora durchaus nicht vorkommen, im Tertiär dieses Continents vorhanden gewesen sein. Lässt man nun gewisse Blattabdrücke im europäischen Tertiär für Repräsentanten der australischen Proteaceen und Myrtaceen zu, so muss man auch zunächst das Umgekehrte gelten lassen, da derselbe Autor die Bestimmungen getroffen hat, und es erweist sich hier eine Unsicherheit in dem von Dyer gemachten Schluss.

---

[1]) Proceedings of the Roy. Geogr. Soc., Bd. 22, Nr. VI. (1876).

Uebrigens bezieht sich dieser Einwurf nicht auf direct von Dyer gemachte Aeusserungen, da dieser die australische Flora für eine sehr alte hält, für im Alter wenigstens der europäischen Kreideflora entsprechend; in jener alten Erdperiode, schliesst Dyer, sei im Norden, vielleicht in Europa selbst der Grundstock zu der jetzigen australischen Flora und Fauna entstanden, und Australien sei eher als ein Erhaltungsgebiet für diese alten Typen im neuerdgeschichtlichen Gewande anderer und vielfach getheilter Arten anzusehen, als wie für das ursprüngliche Schöpfungsgebiet eben dieser Typen zu halten; aber seit jener frühen Periode müsste dann Australien seine vom Norden her überkommenen Grundformen in Abgeschlossenheit und ohne neue Eingriffe neuer von Norden her sich verbreiternder jüngerer Pflanzenformen zur Weiterentwicklung gebracht haben. Dagegen wären im Norden selbst hernach wieder jüngere Formen entstanden, welche hier die alten nach Australien abgezweigten Stämme verdrängt und durch neue Bilder ersetzt hätten. So sei es zu erklären, dass in der oolithischen Periode Europa unzweifelhaft Cycadeen, *Araucaria* und Pandaneen besessen hätte, die jetzt in den borealen Floren völlig fehlen und auf die australen beschränkt sind oder dort wenigstens in ihrer Hauptmenge auftreten. Es stimmte z. B. die gegenwärtige Verbreitung der Cycadeen genau mit einer solchen Idee überein, die sich verschiedene Zweige dieser Ordnung schrittweise über verschiedene Continente vom Norden zum Süden hin wandernd vorstellt: Australien hat die Gattungen *Macrozamia* und *Bowenia* für sich, Afrika *Encephalartos* und *Stangeria*, Amerika *Zamia*, *Ceratozamia* (nördlich vom Aequator) und *Dioon*; *Cycas* ist mit einem Verbreitungsgebiet von Japan und dem Himalaya bis nach Quensland und den Comoren-Inseln als südöstlicher und südwestlicher Grenzstation die einzige zwei Continenten gemeinsame Gattung. Aehnliches lässt sich von *Araucaria* sagen. Alle diese Gattungen haben sich, wahrscheinlich langsam, in den verschiedenen australen Floren differenzirt; in dem Verfolg ihres hypothetischen borealen Ursprungs muss man bis auf die Kreideperiode zurückgehen. —

Dieser Ansicht nach würden alle australen Formen unter den Descendenzbedingungen: »Zeit, Fortentwicklung der vorhandenen Arten, Continuität im Bestehen der Continente, klimatische Aenderungen und Landerhebungen«, auf eine einzige Region der Erdkugel zurückzuführen sein. Diese Anschauung hat auch dadurch grössere Bedeutung erhalten, dass sich Hooker[1]) für sie ausgesprochen hat, indem er hinsichtlich der ältesten Perioden der Erde, in denen ja die Abkühlung am Nordpol sehr bedeutsam für die Entwicklung der pflanzlichen Lebewesen gewesen sein mag, noch Saporta's Schrift »L'ancienne végètation polaire«[2]) für sich zum Beweise nimmt. — Obgleich sich etwas Sicheres über diese Hypothese erst dann wird sagen lassen, wenn die Paläontologie der tropischen und australen Länder im vollsten Anschluss an die borealen Länder erforscht sein wird, kann ich mich dennoch weder nach dem Wenigen, was wir hinsichtlich der Tertiärpflanzen Australiens wissen[3]), noch nach dem Urtheil, welches uns bei Betrachtung des Resultates dieses langen erdgeschichtlichen Entwicklungsganges auffiel, nämlich bei Betrachtung der gegenwärtigen Pflanzenvertheilung vom Norden zum Süden in den grossen Systemgruppen, dieser Anschauungsweise anschliessen.

Der Vortheil, welchen diese Anschauung Dyer's und Hooker's bietet, besteht hauptsächlich darin, dass viele Schwierigkeiten in der Vertheilungsweise der Ordnungen in den südlichen Florenreichen durch sie gehoben werden, welche sonst andere Hypothesen zur Lösung verlangen. Es existiren in Süd-Afrika, im südlichen-, im südöstlichen Australien, Tasmanien, auf dem südlichen und montanen Neu-Seeland, in Patagonien, Valdivien und den Anden Chiles viele Parallelformen

---

[1]) Address to the Geographical Section of the British Association, York 1881, pag. 11, (»On geographical distribution.«)

[2]) Comptes rendus de Congrès international de Géographie à Paris 1875.

[3]) Es ist nochmals darauf aufmerksam zu machen, dass die nicht sehr zahlreichen Beobachtungen aus den australischen jüngeren Pflanzenresten sich in den Resultaten der beiden Forscher v. Ettingshausen und F. v. Müller widersprechen (s. pag. 194 oben).

(Repräsentativformen), d. h. einander entsprechende Gattungen derselben Ordnung, auch wohl verschiedene Arten gleicher Gattungen, deren Vorhandensein hier ungleich schwieriger zu deuten ist, als wenn wir dieselbe Erscheinung in den Tropenfloren aller drei Continente vor uns sehen. Ausführlicher wird darüber im 2. Abschnitt dieses allgemeinen Theiles, § 2 (Continuität und Discontinuität des Areals) die Rede sein. — Dyer nun kann sich zum Beweise für seine Anschauung mit Recht darauf stützen, dass in den jetzigen Floren eine Reihe nördlicher Pflanzenformen nach den Bergen Australiens, Neu-Seeland's und Südamerika's gelangt sind, z. B. Ranunculaceen, einzelne *Primula-*, *Gentiana-*, *Saxifraga-*Arten, deren boreale Heimat unbezweifelt ist, auch Cruciferen, Umbelliferen und *Fagus-*Arten, für welche die Sachlage schon hypothetischer erscheint. Wenn nun gegenwärtig im fernen Süden und Norden, durch die Breite der Tropen geschieden, als Zeichen des einseitigen Austausches vom Norden zum Süden hin solche Pflanzen genannt werden können, so lässt sich die Möglichkeit desselben Austausches auch in alten Erdperioden nicht leugnen; sie muss im Gegentheil viel leichter gewesen sein. Uebrigens ist bekannt, dass sich eine so gewaltige Verschiedenheit zwischen nördlichen und südlichen Florenreichen herausgebildet hat, dass man in den Hypothesen über die Entwicklungsgeschichte derselben vielmehr mit der Verschiedenheit als mit der in verhältnismässig wenig Verbindungsgliedern bestehenden Aehnlichkeit des Nordens und Südens zu rechnen hat; hierin lässt Dyer's Theorie freien Spielraum.

Wie wir sehen werden, legt Engler den jetzt in den australen Florenreichen vorherrschenden Ordnungen eine grosse Wanderungsfähigkeit über weite Strecken des Oceans zu, um die Schwierigkeit des Vorhandenseins weit entfernter Repräsentativformen in solchen Ländern zu erklären, welche in keinem nachweislichen jüngeren Landverbande gestanden haben: ich selbst greife zu der Hypothese, für gewisse Ordnungen die Möglichkeit der selbständigen Entstehung in einander entsprechenden Repräsentanten anzunehmen; in diesen die jüngeren Erdperioden und die jüngste Entwicklungszeit umfassenden Fragen hat Dyer selbst keine Antwort ertheilt und ist daher auch für seine Anhänger eine weitere Ergänzung seiner Anschauung nöthig.

(4. Engler. —) Zur Erklärung der die australen Länder betreffenden Eigenthümlichkeiten, in denen nicht wie in den kühleren borealen Ländern eine grosse Gleichmässigkeit hinsichtlich der am meisten in die Augen fallenden Charaktere der Vegetation besteht und welche man schon jetzt als gegenwärtig vierfach sich darstellend kennen lernen mag (australisch, australafrikanisch, australamerikanisch und neuseeländisch), hatte schon Hooker[1], der hier als horvorragender Pflanzengeograph und Kenner der südlichen Florengebiete gleichzeitig zu nennen ist, ein jetzt versunkenes grosses Festland oder Inselreich im südlichen Ocean angenommen, von dem aus, ähnlich wie von den hocharktischen Ländern südwärts, in früheren Erdperioden neue »australe« Gewächsformen sich bei der allmählichen Herausbildung der klimatischen Verschiedenheiten entwickelt und auf die jetzigen Südspitzen der grossen Kontinente verbreitet hätten. Diese Meinung hat er selbst gegenwärtig zurückgezogen und durch die angeführte Dyer's ersetzt; sie harmonirt auch nicht mit der stets mehr erkannten Stabilität der grossen Continentalmassen in jüngeren Perioden.

Ohne zu einer solchen geographischen Hypothese zu greifen, hat Engler[2] bei der Zusammenfassung seines Vergleichs von Tertiär- und gegenwärtiger Flora für die australen Ländergebiete ein einheitliches »Florenelement« angenommen, welches seit der Tertiärzeit der Hauptmasse nach die genannten vier Floren erfüllt; es wird als »altoceanisch« bezeichnet, da Engler seinen Formen die Fähigkeit zuschreibt, über grössere Strecken des Oceans hinweg zu wandern und sich auf den Inselgebieten weiter zu entwickeln. Um ein bestimmtes Beispiel zu bringen, so schliesst Engler aus der jetzigen Verbreitung der Anacardiaceen-

---

[1] Flora antarctica pag. 230 u. 240.

[2] Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Bd. II, Cap. 15.

Gattung *Lithraea* in Australien und Süd-Amerika, sowie einer natürlichen Abtheilung der derselben Ordnung zugehörigen Gattung *Rhus (Rhoës gerontogaeae)* in Süd-Afrika und Australien, dass einst die Floren der südlichen Hemisphäre in derselben Weise von den Floren der Südpolarländer ausstrahlten, wie es von den Floren der nördlichen Hemisphäre hinsichtlich ihres nordpolaren Centralursprungs im Allgemeinen erwiesen ist.¹) Die drei anderen Florenelemente, die gleichfalls aus der einst einheitlichen Vegetation der Erde schon zur Tertiärperiode sich herausgebildet hatten, bezeichnet ENGLER als »arcto-tertiär«, »paläotropisch« und »neotropisch«. Die beiden letzteren stellen die Tropenflora dar, welche inzwischen nach Abscheidung einer neuen Flora in den borealen Ländern sich nach östlicher und westlicher Hemisphäre geschieden hatten; denn auch in den tropischen Gebieten, welche im Lauf der späteren geologischen Epochen nur wenig Veränderungen — wie es scheint — unterworfen waren, finden wir gewisse Ordnungen (z. B. Pandaneen und Cyclantheen), oder von anderen gemeinsam verbreiteten Ordnungen die Unterordnungen oder kleineren Abtheilungen (z. B. bei den Palmen), auf einige geographisch abgerundete Gebiete völlig beschränkt. Dies erklärt sich durch die klimatischen Eigenthümlichkeiten dieser Gebiete, welche gerade jenen beschränkten, physiologisch eigenartig construirten Formen eine Fortexistenz und Vermehrung gestattet haben; oder es erklärt sich aus einer noch früheren Periode, in welcher von einem (einstweilen unbekannten) Entwicklungscentrum aus nach verschiedenen Gegenden verschiedene Formen gelangten, welche sich in räumlicher Abgeschiedenheit frei entwickelten. Dass solche Beschränktheit nur bei wenigen Ordnungen innerhalb der Tropen beobachtet wird, während von vielen anderen dieselben oder wenigstens nahe verwandte Formen sogar an weit entlegenen tropischen Küsten der Continente auftreten, erklärt sich aus dem verschiedenen Grade der Wanderungsfähigkeit der Pflanzen, von denen viele eine sogar den längeren Transport im Meereswasser überdauernde Keimfähigkeit besitzen; wenn diese nicht wäre, müsste man — wie WALLACE auch hinsichtlich der Thierverbreitung bemerkt — nicht über die vielen Verschiedenheiten auch in gleichmässig beanlagten Tropenländern, sondern gerade über die frappirende weite Verbreitung einzelner Tropenpflanzen von einem Continent zum anderen erstaunt sein. — Wie man sieht, ist diese Vorstellung eine von der ETTINGSHAUSEN's und DYER's wesentlich verschiedene.

(5. DRUDE. —) Ich selbst habe mich theils an DYER's, theils an ENGLER's vorstehende Ansicht am nächsten angeschlossen, stehe aber zunächst schon nicht auf dem Standpunkte, die Flora der australen Gebiete in demselben Maasse als eine Einheit anzuerkennen, wie es ENGLER will, indem er aus ihr sein »altoceanisches Florenelement« bildet. Ich habe in den »Florenreichen«²) zu zeigen mich bemüht, dass von den drei Hauptgruppen, die meiner Meinung nach die Vegetation der Erde jetzt bildet, nämlich die boreale, tropische und australe, die letztere die am wenigsten einheitlich gebildete ist. Die ganzen australen Länder besitzen nur wenige ihnen allen gemeinsame Charaktere, die zugleich den beiden anderen Hauptgruppen gegenüber als entscheidende Züge gelten könnten; die südlichen Ausläufer der grossen Continentalmassen besitzen von Afrika ostwärts über Australien nach Amerika viel mehr besondere Charaktere mit verwandten Anklängen in den Nachbarländern derselben Zone, die aber durch weite Meeres-

---

¹) ENGLER's botan. Jahrbücher, Bd. I, pag. 418—419.

²) Geographische Mittheilungen, Ergänzungsheft 74, pag. 29—30.

räume getrennt sind. Zugleich erkenne ich mit ENGLER[1]) an, dass Hinweise vorhanden sind, nach denen die Flora der australen Länder sich aus den nördlich anstossenden Tropenfloren »gewissermaassen ausgeschieden hat.«

Meine Auffassung von der Herausbildung der Florenreiche ist daher in Kürze folgende, wobei ich für den Anfang auf pag. 189—190 verweise: Die jetzigen arktischen Länder haben mit der Herausbildung einer neuen Flora aus der allgemeinen gleichartigen begonnen und dadurch einen belebenden Impuls für die ganze Flora der Erde herbeigeführt. Dies war nur so lange möglich, als sich boreale Formen ungehindert bis zu den Südspitzen der grossen Continente verbreiten konnten. Im Tertiär war dies nicht mehr der Fall; damals, als die arktischen Länder in neue eigenartige Entwicklung längst eingegangen waren, die ihnen durch die vorhandenen Landverbindungen einheitlich gestaltet wurde, wich vor dieser nur noch die aus der älteren einheitlichen Flora in eigener Fortentwicklung gebildete »Tropenflora« mit der zunehmenden Differenzirung der Klimate langsam zurück. Zu der Zeit, als die arktischen Länder ihr neues einheitliches Gewand angelegt hatten, traf die Differenzirung der Klimate auch die Südspitzen der grossen Continente, die noch mit der alten einheitlichen Flora bevölkert waren. In jedem südlichen Continente bildete sich eine eigene, neue Vegetation, so wie dereinst zuerst in Grönland aus der Tropenflora sich eine neue, aber ganz andere Flora ausgeschieden hatte; diese neuen australen Vegetationen nahmen nordwärts an Ausdehnung zu, wie die ganz anders gestaltete arcto-tertiäre Flora südwärts; da jene aus gleichen (oder ähnlichen) Anfängen hervorgingen, konnten sie sich ähnlich weiter entwickeln; die Verschiedenheiten, welche zumal Neu-Seeland, Ost- und West-Capland, Ost- und West-Australien in sich tragen, und welche unter sich, der geographischen Configuration des (alten) Landes entsprechend, ziemlich parallel zu laufen scheinen, zeigen, was die Verschiedenheit der Landes-Bedingungen aus gleichen Anfängen hat machen können. Die australen Länder haben sich also isolirt weiter entwickelt. Der Austausch des einen australen Landes mit dem andern war wohl vorhanden, aber nicht im Geringsten so erleichtert wie in den borealen Gebieten; so kommt es, dass von den australen Gebieten das Capland und Australien die meisten local beschränkten Ordnungen des Pflanzensystems aufzuweisen hat: diese Ordnungen halte ich für solche verhältnissmässig jungen Alters, deren Ausbreitungsvermögen durch die sie treffende geographische Configuration verhindert war; nordwärts an die in ihrem Bereich mächtige, in neuer Fülle fortentwickelte Tropenflora anstossend, nach allen drei anderen Richtungen aber durch weite Meeresräume abgeschieden, konnten sie nur durch die immerhin seltenen Verschlagungen eine, einzelne Formen treffende grössere Verbreitung erhalten; ausserdem haben sie sich auf den Hochgebirgen der südlichen Hemisphäre auch über die Tropenflora ausgebreitet und begegnen hier oft den von Norden her verbreiteten Typen des arkto-tertiären Florenelements. Wenn man bedenkt, dass auf der nördlichen Halbkugel in den Mittelmeerländern, im wärmerem Ost-Asien und in Florida sich Uebergangsfloren zwischen der alten Tropenflora und der jüngeren arkto-tertiären Flora ausbildeten, die auch eine Reihe von Analogien besitzen, so erscheint der Charakter der isolirt oder in schwachem Austausch sich kräftig, einander analog, weiter entwickelnden australen Floren darnach verständlich; sie würden darnach an geologischem Alter älter sein als die im Pliocen sich zersplitternden borealen

---

[1]) A. a. O., pag. 329.

Floren, vielleicht schon seit dem mittleren Tertiär eine gewisse Selbständigkeit angenommen haben. — Wenn wirklich in dem Tertiär Europas (und anderer borealer Länder) sich fossile Formen ohne Zweifel identisch herausstellen sollten mit den Ordnungen, die jetzt als Eigenthümlichkeiten der australen Länder mit beschränktem Vordringen in die Tropenflora hinein gelten (also Proteaceen, Myrtaceen, Pittosporeen etc.), so würde ich deren Vorkommen in alten Zeiten nach Dyer's Theorie erklären und in ihnen Beweise für die ältere Gleichheit der Floren erblicken; doch würde es auffällig sein, wenn dies Ordnungen umfassen sollte, welche durch ihre hohe Organisation auf ein jüngeres geologisches Alter hinweisen, und hier würde Wanderung vom Süden über die tropischen Hochländer hinweg nach dem Norden anzunehmen sein, wie wir noch jetzt *Pelargonium* vom Cap über Abessinien zum Orient verbreitet finden. —

In dieser isolirten, aber analogen Weiterentwicklung der verschiedenen australen Floren liegt das Zugeständniss für die Annahme einer selbständigen Entstehung von Pflanzenformen (Sippen) die wir zwar für sehr verschieden unter sich, aber doch als zu derselben morphologisch abgegrenzten Ordnung zugehörig betrachten, an getrennten Orten. Diese Möglichkeit lege ich z. B. den Proteaceen bei, von denen fast alle Gattungen nach Continenten (Süd-Afrika, -Australien, -Amerika) stark verschieden sind und viele eine ausgezeichnete eigene Physiognomie besitzen, doch nicht verschieden genug, um besondere systematische Gruppen vom Ordnungsrange der die Stärke der Charaktere abwägenden Systematik zu bilden. Diese Ordnungen lasse ich also als polyphyletische, d. h. aus verschiedenem Ursprung zusammengesetzte, gelten, weil sie der gewöhnlichen Annahme von der Verbreitung jeder in sich abgeschlossenen Formengruppe von einem ursprünglichen Entstehungsorte aus widersprechen und als geographische Parallelformen unter einer systematischen Bezeichnung zusammengefasst werden; theilweise ist Engler in seinem Werke,[1]) welches zum ersten Male alle Fragen der geologischen Pflanzenentwicklung gesammelt oder neu aufgestellt hat, schon zu demselben Resultat gekommen, hat dasselbe jedoch mehr einzuschränken sich bemüht.

Wenn wir Dyer's Anschauung zu Grunde legen, nach welcher die Proteaceen vielleicht ebenfalls vom Norden her sich verbreitet und mit ursprünglich gleichen Formen die Erdoberfläche bedeckt haben, um sich endlich nur noch an wenigen Punkten, hauptsächlich am Cap und in Ost- und West-Australien, mannigfach weiter zu entwickeln, so könnte alsdann diese Ordnung ebenfalls auf gemeinsamen Ursprung zurückzuführen, also monophyletisch sein. Zu läugnen ist diese Möglichkeit nicht; aber sehr erzwungen scheint die Annahme, dass die überall gleiche Stammform sich zu *Leucadendron* und *Protea* in Süd-Afrika, *Grevillea* und *Dryandra* in Australien, *Roupala* im tropischen Amerika u. s. w. entwickelt haben sollte; denn ganze Gattungsgruppen von Proteaceen theilen immer das gleiche Vaterland, so dass es vielmehr den Anschein hat, als ob aus einander verwandten, aber doch gattungsmässig verschiedenen Stämmen sich die Proteaceen der verschiedenen Länder so entwickelt haben, dass für sie der Begriff einer einheitlichen Ordnung noch passend bleibt. (Vergleiche § 2 des zweiten Abschnitts dieses allgemeinen Theiles.)

Somit betrachte ich die gegenwärtige Tropenflora, welche sich selbst bei ihrer in den jüngeren Erdperioden erfolgten continentalen Abgeschlossenheit in eine mehrfach gegliederte paläotropische und eine mehr einheitliche neotropische hat differenziren müssen, als einen jüngeren Hauptstamm der alten einheitlichen Erdvegetation. Denn gerade in den Tropen haben zumal die alten Gymnospermen, sowohl Coniferen als Cycadeen, den jüngeren Systemgruppen von Mono- und Dikotylen, den Palmen- und immergrünen Laubwäldern, fast gänzlich weichen müssen und würden für uns ebenso ausgestorben und nur noch aus fossilen Resten bekannt sein wie etwa die Lepidodendreen, wenn sie nicht als jüngere Zweige des alten Coniferen-Stammbaums in geologisch jüngeren Gliedern im arkto-tertiären, und in alten Zweigen von Coniferen und Cycadeen im australen Florenelemente kräftig erhalten geblieben wären. — Auch das arkto-tertiäre Element, welches bisher als Einheit dargestellt wurde, hat diese Einheit schon nicht mehr in der Tertiärzeit besessen und hat daher ebenfalls zu einer Spaltung in verschiedene gut abgegrenzte Florenreiche geführt; während es bei Zunahme der klimatischen Verschiedenheiten gegen die sich ebenfalls spaltenden Tropenfloren südwärts vordrang und im Tertiär in entlegenen Gebieten verschiedene Specialformen annahm, schied sich bei der Zunahme der klimatischen Verschiedenheiten zum Schluss der Tertiär- und in der Quartärzeit ein neues Florenelement in ihm aus, das gegenwärtig »arktische«; dieses bildet den Florenbestand der nördlichen Länder, der nördlich-gemässigten Zone ohne jede Spur tropischen Mischlingscharakters, während die südlichen Länder derselben Zone eben jenes differenzirte arkto-tertiäre Element weiter ausgebildet haben und dabei zu grossen inneren Florenverschiedenheiten gelangt sind, entsprechend den Land- und Wassersperren. Gleichzeitig etwa mit der Ausscheidung des arktischen Elementes von dem alten arkto-tertiären, gleichzeitig also auch mit dem Beginn der Differenzirung der Flora in den Mittelmeerländern, Japan, Californien und Virginien, müssen sich die Differenzirungen in den australen Ländern vollzogen haben; schon früher muss in den Ländern der südlich-kalten Zone diese Umformung begonnen haben, die schliesslich in diesen Breiten zu einem kleineren Analogon der grossen arktischen Flora geführt hat.

---

[1]) Entwicklungsgeschichte der Florenreiche, Bd. II., pag. 321—322.

(6. A. Blytt. —) Für die jüngsten Erdzeiten hat Axel Blytt eine in mehreren Schriften[1]) allmählich vertiefte Theorie aufgestellt, welche vom Verfasser selbst zwar zunächst nur für Norwegen in Anwendung gebracht ist und auch nicht ohne Weiteres auf andere Länder übertragen werden kann, aber doch ein Princip enthält, welches allgemeiner Würdigung für sämmtliche in rascherer Umformung oder Neugestaltung begriffene Floren, zumal solche jüngeren Alters, bedarf. Auch Hooker hat dasselbe als eins der wichtigsten zum Verständniss der Florenzusammensetzung nordischer Länder anerkannt.

Diese Theorie betrachtet die Umformungen, deren grosse Züge wir soeben besprachen, zum mindesten in der den pflanzengeographischen Untersuchungen besser zugänglichen Erdgeschichte seit dem Ende des Tertiärs, nicht als in gleicher Weise regelmässig fortschreitend, sondern als in Oscillation verursacht durch einen periodischen Klimawechsel. Dieser Klimawechsel scheint besonders seit der Eiszeit für Vollendung des Vegetationsbildes in den neu besiedelten Ländern wichtig gewesen zu sein.

Es scheint nöthig hier zum Verständniss dieser Klimaschwankungen die von Croll herrührenden Hypothesen zur Erklärung der Eiszeit kurz zu nennen; sie sind durch Geikie und Wallace für naturwissenschaftlichen Gebrauch vervollständigt und enthalten zugleich die Begründung der Oscillations-Schwankungen im Klima. — Die Umlaufsbahn der Erde als Ellipse, in deren einem Brennpunkt die Sonne sich befindet, bringt es mit sich, dass die Erde der Sonne bald näher, bald ferner steht; der Unterschied beider Entfernungen beträgt gegenwärtig 3 000 000 Meilen, und wir sind im gegenwärtigen Zeitraum in Sonnennähe, wenn der Südpol Sommer hat, in Sonnenferne zu

---

[1]) Essay on the immigration of the Norvegian Flora during alternating rainy and dry periods; Christiania 1876. — Die Theorie der wechselnden continentalen und insularen Klimate (in Engler's botan. Jahrbüchern, Bd. II., pag. 1—50, 1881), mit späteren Zusätzen und kritischen Bemerkungen.

Zeit des nordhemisphärischen Sommers. Da nun die Umlaufszeit der Erde in der Sonnennähe kürzer ist, so hat gegenwärtig der Südpol einen kürzeren Sommer als alle Nordländer mit Sommer in Sonnenferne, und zwar beträgt der Unterschied einige Tage. Dieses Verhältniss ist aber nicht dauernd; durch die »Präcession der Tag- und Nachgleichen« wird eine allmähliche Umkehr bewirkt, der zufolge die borealen Länder den langen Winter in Sonnenferne und den kurzen Sommer in Sonnennähe erhalten; diese Perioden, welche in steter Abwechslung bald die nördliche, bald die südliche Erdhälfte in Vorzug und Gegensatz zu einander bringen, sind auf 10500 Jahre berechnet; sie sind dauernd und also stetig in langen Zeiträumen wirksam. — Für die Eiszeit kommt nun noch folgendes Moment hinzu: der Unterschied beider Perioden ist augenblicklich nicht sehr beträchtlich (einige Tage), weil die Umlaufsbahn der Erde einem Kreise sich nähert; aber auch dieses Verhältniss ist veränderlich, und man hat berechnet, dass vor 210000 Jahren die Form der Erdumlaufsbahn einen Unterschied für Sonnennähe und Sonnenferne von 10½ Millionen Meilen besass, was in der Länge von Winter und Sommer damals einen Zeitunterschied von 28 Tagen bedingt hat. In jene Periode, wo zugleich die Präcession der Tag- und Nachtgleichen die Nordpolländer zur Winterszeit in Sonnenferne gestellt hatte, wo dieselben also fast einen Monat länger Winter hatten als die Südpolarländer, setzt man den Gipfelpunkt der Eiszeit, welche vor 100000 Jahren noch einen zweiten, weniger hohen Gipfelpunkt gehabt haben muss; zwischen den zwei Gipfelpunkten scheint sie nicht völlig verschwunden, sondern nur abwechselnd in Perioden von 10500 Jahren stärker und schwächer ausgeprägt gewesen zu sein, bis sie vor etwa 80000 Jahren dem gegenwärtigen Zustande wich. Uebrigens scheint zur Erklärung der Vergletscherung in West-Europa noch die Annahme einer veränderten geographischen Configuration nöthig: England mit dem Festlande verbunden, und ein Landrücken von Ost-Grönland über Island und die Faröer-Inseln bis gegen die Nordspitze Schottlands reichend. Weitere Einzelheiten gehören nicht hierher.

Blytt hat nun bei Untersuchung der norwegischen Torfmoore einen Wechsel von Sumpfmoos- und Waldschichten gefunden, der sich auf wiederholten Wechsel von feuchteren (kühleren) und trockneren (wärmeren) Klimaperioden zurückführen zu lassen schien; eine aufmerksame Betrachtung der Verbreitungsverhältnisse der einzelnen Pflanzenarten Norwegens nach localen Wachsthumsbedingungen und Häufigkeit schien ihm so sich erklären zu lassen, dass bei jedem Klimawechsel eine andere Art von Gewächsen in Norwegen besondere Ausbreitung gefunden hätte. — Was nun etwa die Perioden von 10500 Jahren in jedem Lande, in dem sie zur Wirkung kommen, für Erfolge haben können, ist in jedem Falle einzeln zu untersuchen, und Missverständnissen gegenüber hat sich Blytt ausdrücklich dagegen verwahrt[1]) die von ihm für Norwegen gefundenen Resultate ohne weiteres auf die übrigen nördlichen Länder zu übertragen; auch hat er selbst nicht jene Croll'sche Periode von 10500 Jahren von Anfang an zur Induction für seine Untersuchungen genommen. Kennen wir aber diese Perioden, und wissen wir andererseits aus verschiedenen Untersuchungen, dass seit der Eiszeit in einzelnen nördlichen Ländern ein periodischer Florenwechsel stattgefunden hat, so ist diese oscillirende Klima- und Florenschwankung als letzter Umformungsfaktor der Floren allgemein in Betracht zu ziehen.

Von besonderer Wichtigkeit für die Anschauungen von den jüngsten Veränderungen der Vegetation der Erde ist auch noch die Entscheidung der Frage, ob seit der Eiszeit überhaupt eine Veränderung im Bestande der Arten stattgefunden habe, oder ob seitdem ein derartiger Entwicklungsstillstand eingetreten sei, dass höchstens seitdem Arealverschiebungen hätten stattfinden können. Diese Frage ist von Nägeli sehr anschaulich behandelt,[2]) welcher aus ihm sehr genau bekannten Pflanzenformen (Hieracien) und ihrer Vertheilung an den verschiedensten Standörtern in den Alpen ableitet, dass die Formen, seit sie dort beisammen wohnen, sich verändert haben; die letzte grosse Verschiebungsperiode der Areale aber, in der die Mehrzahl der borealen Arten ihre heutigen Plätze erhielt, war eben die Eiszeit. — Auch ich halte an einer fortdauernd thätigen Transmutation fest und lege daher den Untersuchungen Blytt's nicht nur für den Wechsel der Standorte in kleinerem Maasse, sondern auch für die fortdauernde Umformung der Arten ebenfalls im kleineren Maasse grosses Gewicht bei. — Aus Vergleichen paläontologischer Reste der Eiszeit (Blätter in Glacialthonen) mit denselben Pflanzen der Jetztzeit geht übrigens hervor, dass mit diesen wenigen uns von jener Periode erhaltenen Pflanzen keine bedeutende morphologische Aenderungen vor sich gegangen sind — denn man erklärt in ihnen unsere heutigen Arten als identisch zu beobachten.

---

[1]) Kosmos 1884, I. Band, pag. 254, in einer Erwiederung gegen Cl. König.

[2]) Sitzungsber. d. königl. bayr. Akad. d. Wiss., math.-phys. Classe, 1. Febr. 1873. pag. 190 bis 198.

Entstehung von Lücken im System und Areal. — Die grossartigen Veränderungen, welche im Laufe von Perioden mit den gesammten Bedingungen des organischen Lebens vor sich gegangen sind, zumal grosse geologische Umwälzungen plötzlicher und durchgreifender Art, wie Entstehung von Gebirgen als starker Wetterscheiden und Isolirung bestimmter Festlandsstücke zu Inseln, müssen, wie sie einerseits die Umänderung der bestehenden Organismen hinsichtlich ihres Habitus und ihrer Heimat bewirkten, andererseits das Verschwinden ganzer Gruppen früher oder später zur Folge gehabt haben, da nicht alle gleich existenzfähig sein konnten. Die mangelnde Existenzfähigkeit mag auf viele Einzelgründe zurückzuführen sein; es ist kaum im einzelnen bei gewissen Arten der jetzigen Flora nachzuweisen, welche man ihr Areal in der freien Natur allmählich verringern sieht, warum dies geschieht; der allgemeinste und hauptsächlichste Grund liegt in dem gegenseitigen Druck der Arten, der sich mit der Vervielfältigung der Formen stetig vergrössern muss und nach Darwin's Principien die schwächeren der Concurrenten beseitigt; wenn diese dann nicht ein anderes, für sie günstigeres neues Heimatland finden, so verschwinden sie aus der Zahl der lebenden Arten, während jüngere und entwicklungsfähige Glieder desselben Stammes erhalten bleiben.

Die Systematik, welche die weitere Fortentwicklung der alten Pflanzenformen bis zu ihren gegenwärtigen Formenkreisen zu untersuchen und darnach sich ein Bild ihrer Verwandtschaftsverkettungen zu entwerfen hat, muss daher mit diesen grossen eingerissenen Lücken rechnen; sie kann nicht erwarten, die Abstammung aus dem jetzt lebenden Pflanzenreich auch nur einigermaassen rein zu erkennen. Wenn nicht der Zufall dafür entscheidend gewesen wäre, ob alte Pflanzenformen zur Versteinerung haben gelangen können, so müsste man in der fossilen Pflanzenwelt die Ausfüllung zu den vorhandenen Lücken finden; wirklich ist dies auch in einigen Fällen von grösserer Wichtigkeit geschehen, aber bei der oft betonten Unzulänglichkeit des fossilen Materiales für die praktische Systematik, welche mit Abdrücken einzelner Blätter nicht viel auszurichten vermag, ist sogar in den Fällen, wo verbindende Gruppen fossil erhalten sind, der Werth, den sie für die gehoffte Verbindung besitzen, oft nur gering oder gar nicht zu erkennen.

Hinsichtlich der Erhaltung einzelner, vom neuesten Typus der Vegetation der Erde abweichender Organisationen bis zur Jetztzeit lässt sich an sich schon annehmen, dass sie am ehesten in solchen Ländern wird stattgehabt haben können, wo ihnen durch Ausschluss neuer und sehr kräftiger Concurrenten die Fortpflanzung erleichtert blieb. Dies ist am meisten der Fall in oceanischen Inselgebieten, oder an abgerissenen Bergsystemen grösserer Inseln in der Nähe der Continente, seltener auf continentalen Bergsystemen, wo durch eine Vereinigung günstiger Umstände die Einwanderung neuer Lebewesen ausgeschlossen oder verringert war. Zu gleicher Zeit sind natürlich solche abgeschlossene Gebiete befähigt, aus den auf sie beschränkten und vor fremden nivellirenden Einflüssen bewahrten Organismen in deren eigener Fortentwicklung etwas höchst Eigenartiges zu machen.

Dies scheint z. B. der Fall zu sein mit den Bäumen aus der Ordnung der Compositen. Obgleich diese Ordnung einem jüngeren Dikotylen-Stamme angehört und sich mit grosser Wucht fast auf dem ganzen Erdbereich ausgedehnt hat, so scheint sie mit ihren baumartigen Formen nur wenig Glück zu haben; es ist nun schwer zu entscheiden, ob in der jüngeren Tertiärzeit vielleicht mehr Compositen-Bäume existirt haben, von denen einige Ueberbleibsel auf tropischen Inselgebieten erhalten geblieben sind, oder ob die abgeschlossenen Lebensbedingungen derselben eine baumartige Entwicklung der Compositen erst hervorriefen: jedenfalls haben diese Inseln uns bis auf den heutigen Tag solche Compositen-Bäume aufbewahrt, aber dieselben zeigen sich nicht sehr widerstandsfähig im Kampfe mit in jüngster Zeit durch den menschlichen Verkehr eingeführten Pflanzen, die aus Continental-Gebieten stammen; so sind sie z. B. auf St. Helena ausgestorben oder nur noch kümmerlich erhalten. — Ich finde von diesen merkwürdigen Compositen eine Zusammenstellung Brickham's[1], »welche indess keinen Anspruch auf Vollständigkeit erhebt«: Von den baumartigen Compositen, welche 25 Fuss Höhe überragen, sind nur 4 bekannt, *Vernonia celebica, V. Blumeana, Synchodendron ramiflorum* (50—60 Fuss hoch) und *Melanodendron integrifolium.* Die ungefähr 20 Fuss Stammhöhe erreichenden sind folgende: *Brachyglottis* (Neu-Seeland), *Microglossa altissima* (Madagaskar), *Commidendron* (5 Arten, St. Helena), *Petrobium* (St. Helena), *Lachanodes* (3 Arten, St. Helena), *Robinsonia,* (4 Arten, Juan Fernandez), *Rea* (7 Arten Juan Fernandez), *Raillardia* (4 Arten Sandwich-Inseln), *Hesperomannia* (Sandwich-Inseln). — Hohe Sträucher von Compositen finden sich übrigens vielfach in den australen Florenreichen, und diese sind in unseren Kalthäusern der botanischen Gärten oft in Cultur.

Wenn eine Art oder Gattung, zumal eine jüngere an geologischem Alter, unter günstigen Umständen sich in einem zusammenhängenden Ländergebiete entwickeln kann, so wird sie eine stets wachsende Ausdehnung ihres Areals erhalten, bis zu einem ihr durch die Concurrenz mit ihren Nachbarn gebotenem Maximum. In diesem vermag sie sich vielleicht längere Zeit stillstehend zu behaupten, ohne dass der Zusammenhang des von ihr besetzten Ländergebietes wesentlich durchbrochen wäre (man denkt natürlich überhaupt nur an eine zerstreute Besetzung der nahe beieinander gelegenen möglichen Standorte), und man spricht alsdann von einer vollendeten »Continuität ihres Areals«. Die ganze Besetzung des grossen Ländergebietes kann nicht unausgesetzt so bleiben; entweder muss die so ausgebreitete Art (oder Gattung) unter wechselnden Verhältnissen in mehrere Arten (Gattungen) zerfallen, oder fremde, d h. nicht zu ihrem eigenen Stamm gehörige Concurrenten erhalten ein Uebergewicht. Diese nun können allerdings von den Grenzen des grossen continuirlichen Areals aus die zuerst betrachtete Art einschränken; oft aber — und das letztere scheint viel häufiger der Fall zu sein — werden sie das grosse Areal durchbrechen, grosse Lücken hineinreissen, bis vielleicht die ursprüngliche Art an einer grösseren oder kleineren Zahl weit von einander entfernter Standorte übrig geblieben ist, die noch den Gesammtumfang der früheren grossen Ausbreitung zeigen: alsdann spricht man von einer »Discontinuität des Areals«.[2]

Beispiele der letzteren sind vielfach in den Standorten arktischer Pflanzen in den Ländern des nördlichen Florenreichs zu finden. Man nimmt an, dass diese Glacialpflanzen durch die

---

[1] In den Memoirs of the Boston Soc. Nat. Hist., Bd. I, pag. 528.

[2] Wallace, Island Life, pag. 63.

Verhältnisse der Eiszeit begünstigt eine grosse, und wohl ursprünglich ziemlich zusammenhängende Ausdehnung gewonnen haben, bis dann bei Rückgang der Vergletscherung die kräftigere Waldvegetation die Discontinuität ihrer gegenwärtigen weit entlegenen Erhaltungsplätze bewirkte.

Endemische Formen. — Aus dem Vorstehenden ergiebt sich von selbst, dass eine Art, Gattung, Ordnung von Pflanzen, welche einstens eine grosse Ausdehnung besass, aber in der grössten Masse ihrer Repräsentanten vernichtet wurde, nicht da, wo sie zuerst entstanden war, ihre letzten Standorte zu behaupten braucht; es ist sogar viel wahrscheinlicher, dass ihre letzte Behauptungsstation nicht ihre Bildungsstätte ist. Wir bezeichnen dann das Ländergebiet (Bergkette, Insel, Inselreich, Florenreich), in dem sie sich noch vorfindet, als ihr Erhaltungsgebiet. An genau derselben Stelle kann für eine andere Form (Art, Gattung, Ordnung) das Entstehungsgebiet sein; die äussere Erscheinung ist immer dieselbe geographische Beschränktheit, obgleich sie im einen Falle das Ende einer längeren Entwicklung, im anderen den Beginn ausdrückt, und es ist gegenwärtig oft, sogar meistens, nicht möglich, zwischen diesen beiden Fällen die richtige Entscheidung zu treffen.

So kann man z. B. an sich nicht von den auf das Capland und von den auf das südwestliche Australien beschränkten Ordnungen sagen, ob sie dort entstanden seien ohne Vermögen, sich weiter auszubreiten, oder ob sie dort die letzte Zufluchtsstätte aus einer längeren Geschichte von Wanderungen gefunden haben. Aus allgemeinen, oben angegebenen Gründen (vergl. pag. 199) entscheide ich selbst mich dafür, sie als neue dort entstandene Ordnungen zu betrachten.

In jedem Falle hat man nun auf das beschränkte Vorkommen von Arten, noch mehr auf das von Gattungen, am allermeisten auf das von Ordnungen grosses Gewicht zu legen und in dem isolirten Vorkommen etwas Charakteristisches für das betreffende Ländergebiet zu suchen. Man bezeichnet die auf dasselbe beschränkten Formen als dort »endemisch«, muss aber zuvor angeben, wie weit man den Begriff des Endemismus ausdehnen will. Das Natürlichste und wissenschaftlich Richtigste wäre, ihn auf die durch natürliche Schranken in der Gegenwart abgegrenzten Ländercomplexe mit einheitlicher Entwicklung, die ich als »Florenreiche« und deren Unterabtheilungen ich als »Florengebiete« bezeichne, zu beziehen, wenn es nicht so schwierig wäre, deren Grenzen allgemeingültig festzusetzen. Oft sind auch die Standorte viel beschränkter, als der Raum eines Florengebietes reicht; auf den zu einem solchen gerechneten Sunda-Inseln, in den verschiedenen Inseln und Halbinseln der ebenfalls ein natürliches Gebiet bildenden Mittelmeerländer sind zahlreiche Arten endemisch. Es ist also in jedem einzelnen Falle zu bestimmen, wie eng man das Areal wählen will, um in ihm endemische Arten, Gattungen oder höhere Gruppen zu zählen. Wählen wir die Areale sehr gross, zerfällen wir z. B. alle Festländer und Inseln nur in die 3 Hauptgruppen boreal, tropisch, austral, so sind fast alle Pflanzen-Arten in einer dieser Hauptgruppen »endemisch«; wählen wir die Areale sehr klein, vergleichen wir z. B. kleine Inselfloren mit einander, so kann nur unter ganz besonderen Umständen die Zahl der Endemismen beträchtlich ausfallen.

Es wird somit aus allem Gesagten klar hervorgegangen sein, was in der Gegenwart aus der einst so sehr gleichmässigen Vertheilungsweise gleichartiger Pflanzen auf der Erdoberfläche für eine specialisirte Anordnung differenzirter Formen hervorgegangen ist. Auch bei grosser Aehnlichkeit des Gesamtausdruckes einer Naturscenerie, wie vielleicht in Japan und Kalifornien, am Amazonenstrom und Niger, in Tasmanien und Valdivien, sind die Unterschiede der Vegetation durchgreifend, sobald wir ihre systematischen Charaktere untersuchen, d. h. sobald wir die specielle Entwicklungsgeschichte aller in diesen verschiedenen Ländern vereinigten Pflanzenarten verfolgen wollen. Das letztere können wir nicht ausführen, aber die Resultate dieser verschieden abgelaufenen Entwicklungen haben wir in den »systematischen Charakteren« vor uns, und diese sind unzertrennlich mit bestimmten geographischen Abschnitten der Erde verbunden. Das aber zu zeigen und in den Grundzügen zu erläutern sollte hier versucht werden.

II. Abschnitt:

Der Ursprung und die Veränderung der Arten und höheren Systemgruppen unter geographischen Bedingungen.

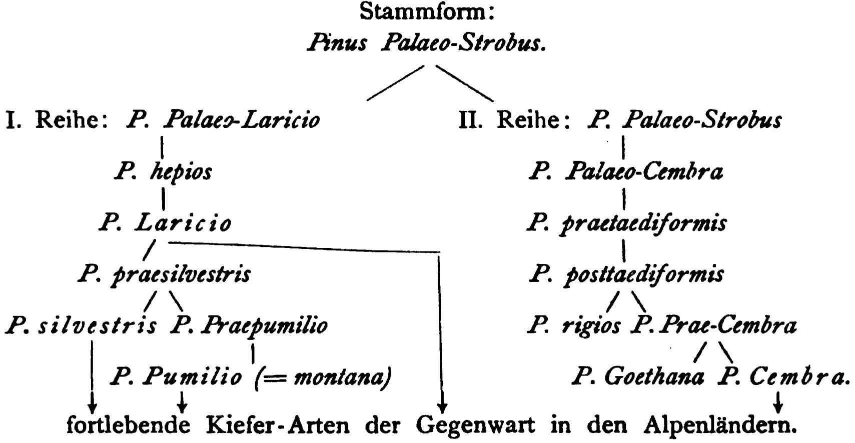
In den der Auseinandersetzung descendenztheoretischer Ableitungen gewidmeten Werken findet der Leser ausführlich alles das zusammengetragen, was an äusserlichen, die Lebensbedingungen enthaltenden und verändernden Faktoren einerseits und an inneren Eigenschaften der sich sexuell fortpflanzenden Organismen andererseits zur Veränderung der Arten im Laufe der Zeiten beitragen kann und die Differenzirung des Pflanzensystems schliesslich, unserer gegenwärtigen Kenntniss der Sachlage nach, zu Stande gebracht hat. Bei der inneren Verbindung, die zwischen systematischer Gruppe und Entwicklung in einem bestimmten Florenreich besteht, sind für uns diejenigen Züge kennen zu lernen nothwendig, welche diesen Zusammenhang ordnen und ihn methodisch zu behandeln erlauben; diese Züge pflegen auch in den eigentlich »darwinistischen« Büchern nur in grösster Allgemeinheit dargestellt zu werden. — Es folgt daher hier eine Auseinandersetzung, welche nach eigentlich pflanzengeographischer Methode ihr Material fast nur aus der lebenden Pflanzenwelt schöpft und nur da, wo möglichst sichere paläontologische Thatsachen vorliegen, auf die letztvergangenen Erdperioden zurückgreift. Es handelt sich also hinsichtlich des realen Bodens der Thatsachen hier zumeist nur um Darlegung der geringfügigen Umänderungen der Organisation, welche man gegenwärtig durch ziemlich sichere Schlüsse hat verfolgen können, und sie sollen nur ein Bild geben, welches vergrössert und von Varietäten auf Arten, von Arten auf Gattungen und Ordnungen übertragen den Lauf der Erdgeschichte von Periode zu Periode darstellen würde.

§ 1. Das Heraufreichen von Tertiär-Arten bis zur Gegenwart. — Die im ersten Abschnitt als Grundlage hingestellte ununterbrochene Weiterentwicklung des Pflanzenreichs in stetig zunehmender morphologischer Differenzirung und geographischer Specialisirung lässt es als wahrscheinlich erscheinen, dass an einzelnen günstigen Stellen aus den letztvergangenen Perioden der Erdgeschichte sich einzelne Arten bis zur Jetztzeit erhalten haben werden, welche zugleich entweder in denselben oder in geographisch verwandten Ländern durch glückliche Umstände uns im fossilen Zustande aus jenen letztvergangenen Perioden erhalten sind. Im Allgemeinen schon spricht der Umstand für einen solchen engen Anschluss der Gegenwart an das jüngere Tertiär, dass so viele Tertiärpflanzen sehr ähnliche Verwandte in der Gegenwart besitzen; aber es sind auch wirklich einzelne Fälle bekannt, wo mit Rücksicht auf den schwankenden Artbegriff einerseits und auf die ungenügende Erhaltung fossiler Pflanzenreste andererseits die Meinung vollberechtigt ist, dass einzelne Tertiärpflanzen sich ziemlich constant in ihren an Zweigen, Blättern und Früchten festgestellten Merkmalen bis zur Gegenwart erhalten haben, mit oder ohne grosse Veränderung hinsichtlich ihres Wohngebietes in der alten Zeit und Gegenwart.

Die Coniferen haben eine Reihe solcher Pflanzen geliefert: *Taxodium distichum*, jetzt nur noch in dem virginischen Gebiet des mittleren nordamerikanischen Florenreichs einheimisch, ist fossil in Mittel-Europa (z. B. in Böhmen), Japan und in neuerer Zeit in der miocenen Flora von Nord-Canada1) am Mackenzie unter 66° nördl. Br. (»*Taxodium distichum, var. miocenum*«) gefunden, ohne dass man Grund hätte, die alte Species von der gegenwärtig lebenden zu trennen; *Gingko biloba (Salisburia adiantifolia)* lebt jetzt im gemässigten China, hat aber im Miocen von Italien und Sachalin einen nahezu identischen Vorgänger, wenngleich er auf gewisse Unterschiede in der Blattform hin als *G. adiantoïdes* einen eigenen Artnamen erhielt.

Für andere Arten jetzt lebender Coniferen hat man im Tertiär andere Stammformen desselben Typus erkennen können, deren Form allmählich immer mehr die der Gegenwart geworden ist. So hat sich ETTINGSHAUSEN bemüht, den Ursprung der in Oesterreich einheimischen Kiefernarten *Pinus Laricio*, *silvestris*, *montana* und *Cembra* als aus einer einzigen tertiären Stammart entsprungen zu schildern, und wenn dies durch nachfolgende Untersuchungen im ganzen Umfange bestätigt wird, so haben wir damit einen andern wichtigen Fall des Heraufreichens jetztlebender Arten in gemeinsamer Zurückführung auf eine verschwundene (ähnliche) tertiäre Stammart in gleichem Heimatlande gewonnen.

In jener Abhandlung2) wird der Zusammenhang der Arten durch die Uebergänge sowohl in Nadeln als Samen, Blüthenkätzchen und Zapfen unabhängig von einander dargestellt und durch Lichtdruck-Darstellungen veranschaulicht; das Alter der in diesem Falle genau bekannten Schichten giebt den Leitfaden für die hypothetische Fortentwicklung. In den ältesten Tertiärschichten zu Häring kommt nur die Hauptstammform *Pinus Palaeo-Strobus* vor, welche sich in den jüngeren Schichten in zwei Reihen spaltet, deren eine die Kiefern mit 2 Nadeln, die andere die mit 3—5 Nadeln in einer Scheide sitzend enthält; diese Reihen werden nun in steter weiterer Folge in den jüngeren Tertiärschichten Steyermarks zu Leoben, Schönegg, Parschlug und Croatiens zu Podsused beobachtet. Die beiden von der ältesten Kiefer abgeleiteten Reihen, die des Beispiels wegen merkwürdig sind und in gesperrter Schrift die noch jetzt lebenden Arten enthalten sind folgende:


Stammform:
Pinus Palaeo-Strobus.
I. Reihe: *P. Palaeo-Laricio*
P. hepios
P. Laricio
P. praesilvestris
P. silvestris
P. Praepumilio
P. Pumilio (= montana)
II. Reihe: *P. Palaeo-Strobus*
P. Palaeo-Cembra
P. praetaediformis
P. posttaediformis
P. rigios
P. Prae-Cembra
P. Goethana
P. Cembra.
fortlebende Kiefer-Arten der Gegenwart in den Alpenländern.

---

1) HEER, Flora fossilis arctica, Bd. 6, Abth. 1. Zürich 1880; und Proceedings Roy. Soc. Bd. 30, No. 205.

2) Denkschriften der Wiener Akademie d. Wiss., math.-naturw. Cl. Bd. 38, 17. Mai 1877.

Von Dikotylen liegen, um einige Beispiele auszuwählen, alte Funde für das Hinaufreichen jetziger Arten in das Tertiär, mit geringen oder gar keinen Veränderungen, für Cupuliferen vor; die Edelkastanie Europa's und Nord-Amerika's, die schon durch ihr getrenntes Vorkommen in den südlichen Breiten dieser beiden Länder auf ein höheres Alter mit weiterer Verbreitung und Herwanderung vom Norden schliessen lässt, hat in den tertiären Braunkohlen Europas und Japans eine höchst ähnliche Pflanze, welche allerdings von ETTINGSHAUSEN nach dem Material von Leoben nach »unveränderlichen Kennzeichen in der Frucht« als besondere Art *Castanea atavia* aufrecht erhalten wurde, während deren Form und Adernetz der Blätter sich durchaus nicht von der jetztlebenden Art *Castanea vesca* unterscheiden lässt;[1]) zwei andere Kastanien-Arten *(C. Ungeri* und *C. Kubinyi)* betrachtet ETTINGSHAUSEN als nachweislich in genetischem Zusammenhange von *C. atavia* zu *C. vesca* herüberleitend, doch sind jene beiden wiederum einander und der jetztlebenden Form so ähnlich und nur durch so kleinliche Blattmerkmale unterschieden, dass HEER und NATHORST[2]) sie unbedenklich mit *Castanea vesca* vereinigen zu müssen erklären, vorausgesetzt, dass nicht später noch trennende Fruchtmerkmale entdeckt werden sollten. Es kommt in der Endaburtheilung über solche mangelhafte Reste wesentlich darauf an, ob der dieselbe untersuchende Forscher Neigung hat, die fossilen Tertiärarten als etwas abweichendes von dem Typus der Gegenwart zu erklären, oder im Gegenteil als mit demselben im Anschluss stehend; je nach dieser Neigung wird die Zahl der noch jetzt lebenden Tertiärarten kleiner oder grösser dargestellt werden.

Aehnlich wie der Kastanie geht es der Buche; sie lebt in sehr ähnlichen Formen, welche als nahe verwandte Arten gelten, in den gemässigten nördlichen Ländern; eine Art *(Fagus silvatica)* lebt in Mittel-Europa; Ost-Europa und Sibirien ist vom Areal der Gattung ausgeschlossen; dann besitzt Japan Buchen (die länger bekannte *F. Seiboldi*, dazu eine neu auf dem Fuji-no-yama entdeckte Art *F. japonica*), endlich Nord-Amerika in seinen der atlantischen Küste zugewendeten Staaten eine vierte sich eng an vorige anschliesende Art *F. ferruginea*. Zahlreiche fossile Buchenfunde liegen nun aus dem jüngeren Tertiär dieser Länder vor, und obgleich man eine Reihe von Arten unterschieden hat, ist doch den erhaltenen Resten nach kaum zu zweifeln, dass dieselben systematisch unter einander und mit den jetzt lebenden Arten in sehr naher Verbindung gestanden haben; man erkennt dies schon daraus, dass verschiedene Paläontologen über die Artbestimmungen jener fossilen Reste (Blätter) getheilter Meinung sind, denn in solchen Fällen liegt immer eine nahe Verwandtschaft den Ansichtsverschiedenheiten zu Grunde. *Fagus Deucalionis* ist eine solche ältere europäische Tertiärbuche, welche ETTINGSHAUSEN auch in Japan annimmt, während NATHORST[3]) diese japanesische Blattform einfach als *Fagus ferruginea fossilis* bezeichnet und auch die zweite japanische Art *F. japonica* im jüngeren Tertiär Japans wieder erkennt. *Fagus Feroniae* wird von ETTINGSHAUSEN als Stammart der europäischen *F. silvatica* angesehen, welche letztere aber auch selbst schon in den Braunkohlen von Tour-du-Pin in Begleitung der Platane als »*Fagus silvatica pliocena*« mit Blättern ganz wie jetzt auftritt und in den oberhalb dieser Braunkohlen lagernden Pliocenschichten in West-Europa allgemein geworden zu sein scheint.[1])

---

[1]) Sitzungsberichte der Wiener Akademie, I. Abtheilung Bd. 15, Februar 1872.

[2]) Bihang till Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. 9, Nr. 18, pag. 16—17.

[3]) Geologiska Föreningens in Stockholm Förhandlingar, Bd. 5, Nr. 12, pag. 539—551. Bidrag till Japans fossila Flora in Vega-Expedit. Vetenskapliga Jakttagelsor, Bd. 2, pag. 121 bis 225.

Diese mit Absicht aus unseren wichtigsten europäischen Waldbäumen gewählten Beispiele zeigen deutlich den Uebergang einzelner Arten aus dem jüngeren Tertiär durch die Glacialperiode hindurch bis zu den nach derselben neu angeordneten gegenwärtigen Floren; noch deutlicher ist ein direkter Anschluss aus NATHORST's unten angeführten Untersuchungen des japanischen Tertiärs für dieses letztere Florengebiet hervorgegangen, wo auch gegenwärtig eine viel grössere Mannigfaltigkeit von Bäumen herrscht. *Zelkova Keaki*, eine berühmte Ulmacee der Japaner und Charakterbaum des Landes, ist in ganz gleichen Blattabdrücken des jüngeren Tertiärs über einer *Planera* des älteren Tertiärs aufgefunden, ebenso *Ostrya virginica*, ein Wallnussbaum *Juglans Sieboldiana*, eine Lauracee *Lindera sericea*, eine Euphorbiacee *Excoecaria japonica*, zwei Styraceen *Styrax Obassia* und *japonicum*, *Liquidambar formosana* (jetzt in China und Formosa lebend), die Philadelphee *Deutzia scabra*, die Anacardiacee *Rhus Griffithii*, *Meliosma myriantha*, ein Ahorn *Acer pictum*, ein Faulbaum *Rhamnus costata*, eine Weinart *Vitis labrusca*, die Rutaceen *Zanthoxylum ailanthoides* und *Dictamnus Fraxinella*, eine Tiliacee *Elaeocarpus photinifolia*, eine Ternstroemiacee *Stuartia monadelpha* und viele andere Arten, welche zwar charakteristische Verschiedenheiten zwischen den fossil erhaltenen Resten und entsprechenden Stücken der lebenden Pflanzen zeigen, sich aber immerhin als in den allernächsten Beziehungen stehend erweisen. Ich habe diese grosse Zahl aus verschiedenen Ordnungen angeführt, um zu zeigen, dass, wenn auch bei der Mannigfaltigkeit palaeontologischer Reste in einem oder anderen Falle die Bestimmung unsicher gewesen sein sollte, doch durch die grosse Masse die Sicherheit des unmittelbaren Anschlusses vom Tertiär bis jetzt durch unveränderte oder nahezu unveränderte Arten gewährleistet wird.

Ungleiches Alter der Arten. — Diesem unmittelbaren Anschluss, aus dem ein, geologisch betrachtet zwar immerhin noch geringes, doch in Jahren ausgedrückt sehr hohes Alter gewisser Arten mit ziemlich unveränderten morphologischen Charakteren hervorgehen muss, stehen nun pflanzengeographische Wahrnehmungen gegenüber, welche für andere Arten ein sehr viel geringeres Alter herleiten lassen, obgleich es in letzteren Fällen meist nicht möglich ist, die Jahreszahl annähernd auch nur in Perioden nach zehntausenden zu bestimmen. Es giebt nämlich viele Gattungen im nordischen Florenreich, welche durch die Wirkungen der Glacialzeit weit über die nördlichen Gegenden und Hochgebirge Europa's, Asiens und Nord-Amerika's — vermuthlich als gleiche Stammformen verbreitet — nun an den entlegenen Stellen dieses weiten Länderkreises in ähnlichen Arten vorkommen und welche bei aller auf gemeinsame Abstammung hinweisenden inneren Verwandtschaft doch immerhin mit Recht als »specifisch verschieden« gelten können. Beispiele solcher Gattungen liefern viele Arten von *Saxifraga, Carex, Salix.* Die verwandten Arten dieser Gattungen müssen ein jüngeres Alter haben. — Andererseits sehen wir in einheitlich geographisch beanlagten Gebieten, wie in den innerasiatischen Steppen und Wüsten und in denen Nord-Amerikas, in dem erst seit der Tertiärperiode entstandenen Gebiet des Amazonenstromthales, in den argentinischen Pampas von ebenfalls jung-geologischem Alter, eine Fülle nahe verwandter Arten neben einander bestehen, welche noch so ungeordnet hinsichtlich ihrer morphologischen Charaktere und ihrer räum-

---

[1]) SAPORTA, Die Pflanzenwelt vor dem Erscheinen des Menschen, pag. 318.

[illegible] Ausprägung zwischen einander gemischt wachsen, dass man für den [illegible] der [illegible] die Ausgangsstellung zu ermitteln nicht mehr [illegible] auf die [illegible] kann, und dass der systematische grosse [illegible] mit der Ausprägung der einzelnen Arten dieser [illegible] mit allen [illegible] Ordnungen hat, welche — so zu sagen — noch nicht immer [illegible] gewesen sind. Diese Anschauungen, welche [illegible] noch [illegible] werden, mögen hier einstweilen genügen zur Erklärung der wichtigen Thatsache, dass [illegible] der Erde [illegible] Arten [illegible] Alter besitzen. Mit dem Alter hängt aber nicht etwa die Festigkeit der morphologischen Charaktere zusammen. Die [illegible] Europa, Ost-Asiens und des östlichen Nord-Amerika's haben [illegible] ein höheres Alter als viele der Arten, die wir erst als nach der [illegible] entstanden ansehen müssen, aber sie sind in ihren specifischen Merkmalen nicht etwa [illegible] als diese Jüngeren. Gerade Salix-Arten [illegible] Ordnung [illegible] bei gleichem Alter verschiedener Arten eine Herausbildung ihrer specifischen Merkmale bald rasch, bald langsam vor sich zu gehen, so wie es die Umstände mit sich bringen. Die Gründe dafür zu untersuchen, gehört nicht hierher, sondern in den Rahmen der speciellen descendenztheoretischen Betrachtungen an sich; es lassen sich ja überhaupt über die Gründe der Veränderungen [illegible] aufstellen, die zu dem Wesen der Sache nicht viel beitragen; uns genügt die Thatsache, dass die jetzige Vegetation der Erde hinsichtlich ihrer geschichtlichen Entwickelungsdauer nichts weniger als einheitlich organisirt ist.

§ 2. Mono- oder polyphyletische Entstehung einer Pflanzensippe[1] (Art, Gattung, Ordnung). — Es ist nun hier die sehr schwierige Frage nach der »Einheit der Entstehungscentren« zu erörtern, welche zuerst oben (pag. 200) kurz berührt und für wohlumgrenzte Sippen vom Ordnungsrange (Proteaceen) so beantwortet war, dass keine Nothwendigkeit für die Annahme einer Entstehung derselben in **einem** wohl umgrenzten Heimathlande in allen Fällen vorliege. Diese Frage wurde dagegen bis in die jüngste Zeit allgemein so beantwortet, es dürfe gar kein Zweifel vorhanden sein, dass die Entstehung einer und derselben Art, Gattung oder Ordnung (— höher hinauf braucht die Frage für unsere Zwecke nicht zu gehen —) nur an einer Stelle möglich sei. Die erste mir bekannte sachgemässe Einschränkung dieser Antwort, die ja für viele Betrachtungen recht bequem war, hat ENGLER[2]) veranlasst, indem er die Pflanzensippen (z. B. Gattungen) eintheilt in mono- und polyphyletische, die er zugleich »natürliche« und »unnatürliche« nennt. Für die monophyletischen natürlichen Sippen erkennt ENGLER die Einheit des Ausgangspunktes, von dem aus das später unbestimmt gross gewordene Areal erfüllt wurde, an, nicht aber für die polyphyletischen unnatürlichen. Da aber letztere von der classificirenden Systematik mit allen Mitteln, die sie in der Vergleichung der morphologischen Charaktere besitzt, eben deswegen zu einer einheitlichen Sippe gemacht sind, so liegt darin ausgesprochen, dass wenn es wirklich polyphyletische Sippen irgend welchen systematischen Ranges giebt, bei diesen aus verschiedenen Stammeltern an demselben oder möglicher Weise an ganz getrenntem Orte dieselbe äussere Erscheinungsform, welche wir als einem bestimmten Gattungs- oder Ordnungsbegriff entsprechend erachten, hat entstehen können.

---

[1]) Ich wiederhole hier zur Erklärung des Wortes »Sippe« eine Anmerkung NÄGELI's in dessen Mechanisch-physiologischer Theorie der Abstammungslehre, pag. 10: »Es mangelt in der Wissenschaft ein Wort, welches kurz das, was ich früher »systematische Einheit« genannt habe, also eine grössere oder kleinere Zahl von verwandten Organismen bezeichnete. Man gebraucht dafür wohl die Ausdrücke »Form« oder »Gruppe« oder selbst »Art«; dieselben werden aber oft zweideutig und für Zusammensetzungen unbrauchbar. Unter Sippe verstehe ich also jede systematische Einheit: Rasse, Varietät, Art, Gattung, Ordnung, Klasse.« — Ich benutze, erfreut einen passenden Wortvorschlag anführen zu können, hier denselben Ausdruck in dem allgemeinen Sinne.

[2]) Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Bd. II, pag. 318—322.

Aus inductiven Gründen und aus der Betrachtung der thatsächlich vorhandenen Verbreitung bestimmter Gruppen in verschiedenen Florenreichen stehe ich nun nicht an, zu behaupten, dass es solche polyphyletische Sippen giebt, und dass also, wenn wir »natürliche« Sippen solche nennen, in denen gleiche Entstehung an einem Ort zu ähnlicher Form geführt hat, »unnatürliche« Sippen solche, in denen verschiedene Entstehung an verschiedenen Orten zu einer relativ ähnlichen Form geführt hat, dass alsdann im System solche natürliche und unnatürliche Gruppen gemischt vorkommen; ich glaube, dass die Zahl der natürlichen Sippen in dem Maasse grösser ist, als der systematische Begriff kleiner ist, dem sie angehören, dass also typische Varietäten und Arten fast immer natürlich sein werden; dagegen halte ich die Sippen höheren systematischen Ranges, von den Ordnungen an, zunächst einer Prüfung bedürftig, ob sie natürlich oder unnatürlich sind, und ich bin bei den Mono- und Dikotylen selbst des polyphyletischen Charakters hinsichtlich ihrer uranfänglichen Bildung gewiss. Die Gattungen habe ich als zweifelhaft zunächst fortgelassen; im allgemeinen bin ich geneigt sie für monophyletisch zu halten, aber nur dann, wenn man den Gattungsbegriff in dem engeren Sinne auffasst, wie es die von kundigen Fachleuten in Deutschland geschriebenen neueren Monographien gewöhnlich zeigen.

Dass die Auffassung von der Einheit der Entstehungscentren vordem allgemein verbreitet war, hatte wohl darin seinen Grund, dass gerade für einzelne Fälle, wo dieselbe Art an sehr entlegenen Orten der Erde gefunden wurde, aus direkten Beobachtungen eine Verbreitung derselben vom einen zum anderen Orte gefolgert oder wenigstens durch allgemeine Betrachtungen sehr wahrscheinlich gemacht werden konnte; es würde ja auch der bekannten grossen Verbreitungsfähigkeit einzelner Pflanzen durch fortwehende oder fortgeschwemmte Samen die Zuständigkeit rauben heissen, wenn diesen Fällen eine andere Deutung gegeben würde.

Ein einzelner solcher merkwürdiger und mehrfach in Frage gezogener Fall[1]) betrifft das Vorkommen derselben Art, *Phylica arborea*, von einer australen Rhamnaceengattung auf zwei sehr weit von einander gelegenen oceanischen Inseln, nämlich auf Tristan da Cunha, welche Insel an Endemismen wohl die Hälfte aller auf ihr vorkommenden Blüthenpflanzen besitzt, und auf der Insel Amsterdam, die über 1300 Meilen von ersterer getrennt neben der waldlosen Insel St. Paul zwischen Afrika und Australien liegt.

Amsterdam ist mit demselben niederen Buschwalde von *Phylica arborea* bedeckt wie Tristan da Cunha, und hinsichtlich der specifischen Charaktere beider auf so entlegenen Inseln gesammelten Exemplare herrscht völlige Gleichheit; auch besitzt Amsterdam noch ein sehr charakteristisches Gras, *Spartina arundinacea*, mit Tristan da Cunha gemeinschaftlich; endemische Arten hat jene Insel nicht. GRISEBACH schien, als er dieser Frage näher trat, der räumliche Abstand zu gross zu sein, um ohne Weiteres eine natürliche Uebertragung annehmen zu können, und er verglich die Erscheinung »mit den seltenen und noch nicht ganz verbürgten Beispielen der Entstehung gleicher Arten an so entfernten Punkten der Erdkugel, dass an eine Uebertragung ohne Zuthun des Menschen nicht zu denken ist, wovon die Koa-Acacie der Sandwich-Inseln und die, wie behauptet wird, damit übereinstimmende Art der Maskarenen *(A. heterophylla)* als der merkwürdigste Fall in Betracht gezogen werden könnte.« HOOKER und REICHARDT traten der Meinung, dass *Phylica arborea* an zwei Orten getrennt als gleiche Art hätte entstehen können, nicht bei, sondern nahmen Uebertragung derselben (ebenso wie von *Spartina arundinacea)* von Tristan her nach Amsterdam durch Meeresströme oder durch die herrschenden Winde an; und auch GRISEBACH erklärte bei weiterer Prüfung der Frage sich für Uebertragung derselben Art, schon aus dem Grunde, weil die nicht sehr weit südlich von Amsterdam-I. gelegene Kerguelen-Insel nachweislich einige Arten besitzt, welche aus noch grösserer Entfernung her (nämlich vom Feuerlande) eingewandert sein müssen, und weil für diese Einwanderung auch nur Verschlagungen durch Winde, Meeresströme oder wandernde Vögel annehmbar sind. —

---

[1]) HOOKER im Journal of Linn. Soc. Bd. 14. pag. 474; GRISEBACH, Gesammelte Schriften, pag. 555; REICHARDT in den Verh. d. zool. botan. Gesellschaft zu Wien, 1871.

Hinsichtlich der *Acacia Koa* ist noch hinzuzufügen, dass dieselbe dennoch specifisch von *A. heterophylla* der Maskarenen zu trennen ist; von beiden ist das Vorkommen aber schon in so fern beachtenswerth, als sie zu einer Section dieser formenreichen Gattung gehören, welche mit grosser Artenzahl auf Australien beschränkt ist und ausserdem nur noch Neu-Caledonien und Malesia berührt. Ob nun in solchen Fällen, wie hier, für ähnliche Arten eine polyphyletische Entstehung aus selbstständigen Stammeltern oder Umwandlung einer früher verschlagenen gleichen Art zu verschiedenen Arten mit getrenntem Wohngebiet anzunehmen ist, ist eine Frage von noch grösserer Schwierigkeit als die hier zunächst vorliegende, weil sie in die länger vergangenen Erdzeiten zurückgreift.

Schon diese Beispiele bestätigen NÄGELI's in seiner Abstammungslehre gelegentlich bemerkte Ansicht, dass die pflanzengeographischen Thatsachen vielfach nicht in erster Linie berufen sein können eine umfassende Theorie zu stützen, sondern dass sie selbst im Gegentheil einer selbständigen physiologisch aufgebauten Theorie bedürfen, weil sie mehrdeutig sind. Es sind daher auch die folgenden Auseinandersetzungen hinsichtlich der mono- oder polyphyletischen Entstehung nur als die mir gegenwärtig im höchsten Grade wahrscheinlichen zu betrachten.

Die Arten (und Unterarten) entwickeln sich in continuirlichem Areal. — Die folgenden Betrachtungen entlehne ich hauptsächlich der Kenntniss von Arten und Varietäten im nordischen Florenreich, in der Erwartung, dass dasselbe sich auch von den übrigen Florenreichen sagen lässt. — Es besitze eine Art — ich benutze als Beispiel dafür *Dryas octopetala* — ein grosses, aber nicht mehr continuirliches Areal, an dessen verschiedenen Punkten schon recht verschiedene Bedingungen durch Biologie und Concurrenz gegeben sind. In allen Abtheilungen des discontinuirlichen Areals (bei *Dryas:* Grönland, Skandinavien, Alpen, Altai, Taimyrland, Felsengebirge) können leichtere Spielarten, welche direct vom Standort abhängen, in gleicher Weise entstehen, z. B. hinsichtlich Blüthen- und Blattgrösse; die Erfahrungen an vielen Arten, gesammelt beim Vergleich zahlreicher Herbarium-Exemplare von so verschiedenen Standorten, scheinen aber darin übereinzustimmen, dass eigentliche Varietäten mit constant erblichen Merkmalen (welche allerdings durch die auffallenden leichten individuellen Eigenthümlichkeiten in Blüthen- und Blattgrösse überdeckt werden), auf bestimmte Abtheilungen des discontinuirlichen Areals beschränkt sind. So scheiden aus der Hauptmasse der auch an entfernten Orten zuerst noch übereinstimmend hinsichtlich der Varietätenform gewesenen Individuen einzelne geographisch localisirte Varietäten aus, z. B. bei *Dryas octopetala* aus der Hauptmasse der arktischen und Hochgebirgsindividuen *(D. chamaedrifolia)* die grönländische *Dryas integrifolia.* Wenn die verschiedenen Hochgebirgssysteme sich länger fortentwickeln, so zerfällt die einheitliche Varietät allmählich auch in verschiedene geographisch getrennte. Es ist aber sehr wohl möglich, dass schon lange eine biologische

Verschiedenheit an getrennten Orten besteht, bevor man im Stande ist, morphologische Charaktere von bestimmtem Werth in den Herbarien zu erkennen, und leider ist man ja bei solchen Vergleichen fast nur auf die getrockneten Pflanzen angewiesen.

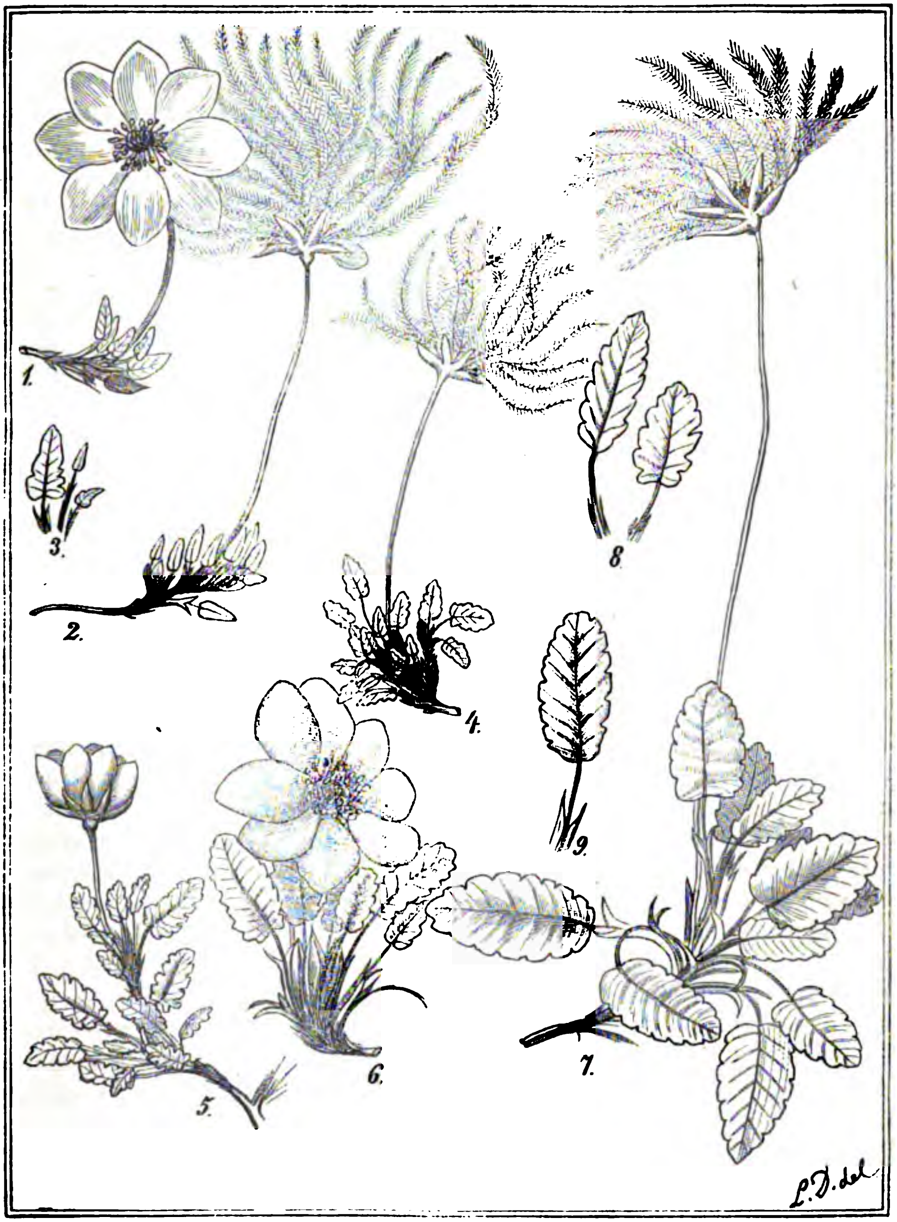


Fig. 1. (B. 499.)

Dryas octopetala: 1. **integrifolia*, blühende Pflanze von Labrador; 2. dieselbe fruchttragend; 3. Blätter einer Uebergangsform zur folgenden Unterart. — 4. **chamaedrifolia*, fruchttragend aus den Alpen (Schneeberg); 5. dieselbe blühend aus Norwegen (Lyngenfjord), diese beiden Formen kleinblätterig mit zurückgelegten Randzähnen; 6. blühende Pflanze vom Kaukasus; 7. üppige Pflanze (fruchttragend) mit breiten und grossgezähnten Blättern aus den Siebenbürgischen Karpathen; 8. Blätter derselben Form von Dovrefjeld; 9. ein Blatt vom Altai. (Alle Figuren in natürlicher Grösse.)

Ich bin aber, wie schon oben hervorgehoben wurde, nicht der Meinung, dass eine neue Varietät an einheitlichem Orte im strengsten Sinne, also z. B. auf nur einem kleinen Bergstocke, sich entwickeln müsse; ich glaube vielmehr, dass dieselbe Umbildung gleichzeitig an den verschiedensten Stellen eines continuirlichen Areals vor sich gehen könne; ist dasselbe allerdings sehr gross, so wird durch die Verschiedenheit der äusseren Bedingungen doch schon wieder eine geographische Specialisirung als Resultat hervorgehen.

Wir sehen z. B. in den jetzt ziemlich genau studirten Varietäten leichterer und stärkerer Natur der polymorphen Gattungen *Rosa*, *Rubus*, *Hieracium* solche Varietäten oder noch schwächere Formen (wenn sie auch als »Arten« beschrieben sind) auftreten an vereinzelten Stellen Mittel-Europa's, bald auf Kalk in Thüringen, bald in der nordwestlichen Ebene, bald in den Gebirgen, zuweilen an nur einer Stelle bisher entdeckt, oft aber an mehreren gleichartigen Localitäten nachgewiesen. Ist das letztere der Fall, so nehme ich nicht an, dass diese neuen Formen sich von dem einen zum anderen Standort hin verbreitet haben müssen, sondern dass sie ebenso an getrennten Standorten aus gleicher (systematisch einheitlicher) Stammform gebildet sein können. Diese verschiedenen gleichartigen Standorte derselben neuen abgeleiteten Form gelten mir als continuirliches Areal mit der Fähigkeit, überall die gleichartige Fortentwicklung der abgeleiteten Formen in einseitig-divergirendem Sinne zu begünstigen und zu ermöglichen, so dass der Ursprung derselben darnach auf viel breiterer Grundlage steht, als wenn man streng am Ursprung einheitlichster Art auf eng begrenztem Fleck der Erde unter anderen Genossen denkt.

Wenn man an die Entstehung sehr »leichter« Varietäten denkt, an die Bildung solcher Formen, welche von dem Typus der »Stammart« nur ganz wenig in einem gleichen Sinne abweichen, so scheint sich die Sache für die Praxis anders zu verhalten. Unter der unbegrenzten Zahl von Variationen, welche überall möglich sind, und von denen durch die Selection nur eine gewisse kleine Zahl erhalten wird, können unzweifelhaft an getrennten Orten so ähnliche entstehen, dass morphologische Differenzen nicht deutlich sichtbar sein werden; sie werden in der Anlage vorhanden sein. Völlige äussere Uebereinstimmung braucht überhaupt nicht vorausgesetzt zu werden, dieselbe trifft ja nicht einmal bei den Tochterpflanzen desselben mütterlichen Stockes ein. Diese sehr ähnlichen, äusserlich so sehr systematisch-identischen Varietäten, dass ihre Charaktere unter dem grösseren Spielraum individueller Schwankungen verborgen sind, können an verschiedenen Localitäten vielleicht recht wohl durch Zusammentreffen günstiger Umstände erhalten werden; aber freilich, je weiter sie sich von dem ursprünglichen Typus, den man als »Art« zusammengefasst hat, entfernen, desto geringer ist die Wahrscheinlichkeit, dass die äusseren Lebensbedingungen dieselben oder die analogen sich fortentwickelnden Glieder erhalte; denn die Selection ist durch Boden, Klima und Mitbewohner desselben Gebietes überall eine einheitliche und nirgends auf der Erde ausserhalb eines continuirlichen Areals in gleicher Weise wiederkehrende.

Daraus ergiebt sich schon von selbst, dass die »Arten« im Range des für sie seit lange anerkannten systematischen Begriffes meiner Anschauung zufolge nicht an zwei von einander völlig getrennten Orten entstehen können, und ich wüsste keinen Fall zu nennen, welcher zwingend das Gegentheil bewiese und sich nicht auf Verschlagung zurückführen liesse. Weil die »Art« eine so kleine systematische Einheit darstellt, dass schwerlich eine Täuschung dadurch entstehen kann, dass man Dinge, welche nach dem Gange der natürlichen Entwicklung nicht zusammengehören, mit einander im System zusammenstellt, so darf man die zu ihr gehörigen Individuencomplexe als »monophyletisch« oder »natürlich« betrachten.

Die Ordnungen sind mono- und polyphyletisch. — Anders liegen die Verhältnisse bei den Sippen höheren Ranges, und es erscheint am besten, zunächst die Sippen vom Range scharf begrenzter systematischer Ordnungen (Familien), wie Umbelliferen, Primulaceen, Proteaceen, Palmen, Araceen zu betrachten. Hier kann die Frage überhaupt nur so lauten: haben sich dieselben in einem und demselben Florenreich der älteren oder neueren Erdgeschichte innerhalb natürlicher geographischer Grenzen entwickelt, oder haben sie auch in mit einander nicht zusammenhängenden Florenreichen, gleichzeitig oder ungleichzeitig, selbständig entstehen können? Denn wenn in einem natürlichen Florengebiete, z. B. in der südwestlichen Ecke des Kaplandes, mehrere verschiedene aber nahe verwandte Stämme einer älteren Ordnung sich gleichzeitig oder nach einander derartig fortentwickeln sollten, dass aus ihnen mehrseitige Glieder einer neuen jüngeren Ordnung geographisch verbunden hervorgehen, so wird das an sich noch als monophyletische Entstehung dieser Ordnung gelten dürfen.

Es kommt auch wesentlich dabei auf das geologische Alter der Ordnung an, von welcher die hier aufgeworfene Frage gestellt wird; die Palmen z. B., welche jetzt in sehr verschiedenen Florenreichen in selbständigen Formen vorkommen, müssen wie andere Ordnungen höheren Alters in der oben erklärten Voraussetzung betrachtet werden, dass zur Zeit ihrer Entstehung der mittlere Erdgürtel ein einheitliches Florenreich bildete.

Von den Palmen ist es mir bei eigenen Untersuchungen dieser Ordnung wahrscheinlich geworden, dass man sie auch in diesem Sinne der alten Erdgeschichte als polyphyletisch zu betrachten habe, und ähnliches ist von ENGLER's Untersuchungen der Araceen[1]) zu sagen, der für die Unterordnungen der Aroideen, Pothoideen und Monsteroideen die Möglichkeit eines dreifachen Ursprungs aus unter sich verwandten Stammformen als vorhanden erklärt, sofern man den Aroideen ihre nahe verwandten Tribus zugesellt.

Auch wird eine solche Frage sehr verschieden behandelt werden können je nach der Anschauung, die der Einzelne von dem Wesen der »selbständigen« Entstehung einer Ordnung besitzt, da noch Niemand solche Entwicklungsprocesse hat verfolgen können, und wir uns also mit Uebertreibung der aus dem Studium der Variationen von Arten abgeleiteten Erfahrungen behelfen müssen. Ich fasse die Sache kurz so auf, dass ich die Entstehung einer Gattung, wenn sie im höchsten Maasse monophyletisch sein soll, zunächst in einer einzigen neuen Art, also als Monotypus, mir vorstelle, wonach alsdann durch mehrseitige Entfaltung des neuen Charakters mit zahlreichen Artneu- und Artumbildungen die artenreiche Gattung entsteht; ebenso fasse ich die Entstehung einer Ordnung, wenn sie im höchsten Maasse monophyletisch sein soll, als einseitige Umbildung einer einzelnen Gattung oder einer in sich systematisch und geographisch zusammenhängenden Gattungsgruppe derartig auf, dass sie Charaktere zur Ausbildung bringt, welche in den Rahmen der früheren die Gattung vor ihrer Umbildung umschliessenden Ordnung nicht mehr sich hineinfügen lassen; dadurch entsteht die Ordnung in wenig Gliedern und kann alsdann durch divergirende Entwicklung des neuen Charakters in vielen neu sich bildenden Gattungen ebenfalls formenreich werden. Ich würde aber eine Ordnung dann schon nicht mehr monophyletisch nennen, wenn an scharf getrennten Räumen dieselbe oder zwei einander verwandte Gattungen an jeder Stelle für sich in einander analoger Weise zu einer neuen Ordnung sich umbilden. Weil zwei verwandte Gattungen in älterer Zeit selbst aus gemeinsamem Ursprung hervorgegangen sein können, halte ich es für gleichgültig, ob eine und dieselbe oder zwei verwandte Gattungen sich in getrennten Arealen zum Stamme einer neuen Ordnung analog, aber in geschiedenen Formen, umbilden.

---

[1]) Monographiae Phanerogamarum (Suites au Prodromus) vol. II, pag. 61.

Es ist nun meiner Ansicht nach nicht zu leugnen, dass eine grosse Zahl von Ordnungen monophyletisch in meinem Sinne sein müsse. Abgesehen von der geringen Zahl thatsächlich in der Vegetation der Erde sich findender Ordnungen, die auf ein natürliches Florenreich beschränkt sind, zeigt die Vertheilungsweise von vielen solchen jüngeren geologischen Alters noch jetzt das vermuthliche Entstehungs-Florenreich, von dem aus gewisse Gattungen und Arten ausstrahlten. Sind die Arten, wenn sie in sehr entfernten Florenreichen vorkommen, einander sehr nahe stehend wie *Primula farinosa* und *magellanica* im nordischen und im antarktischen Florenreich[1]), so erkennt man daraus allein schon, dass die Ordnung als solche in dem von der Hauptmasse aller ihrer Formen so weit entfernten Erdwinkel nur durch einige wanderungsfähige Arten repräsentirt wird, die, auch wenn sie im Laufe ihrer Wanderung und Ansiedelung zu einem morphologisch berechtigten Artcharakter, ja sogar Gattungscharakter gelangt sein sollten, dennoch die Herkunft der Ordnung als einer monophyletischen nicht stören. Solche Ordnungen, wie die Primulaceen, halte ich nach ihrer Verbreitung für monophyletisch, wohlgemerkt aber nur dann, wenn sie keine morphologisch wie geographisch abweichende Anhängsel im System besitzen; die letzteren werden wohl häufig Monotypen anderer Stämme sein, welche ihrem Blüthenbau nach an einen ganz anderen grossen Stamm angeschlossen sind, um sie nur im System unterzubringen.

Aber nicht alle Ordnungen entsprechen diesen Voraussetzungen, am wenigsten diejenigen, welche von den Tropen ausgeschlossen (oder dort nur auf den Gebirgen spärlich wiederkehrend) in den borealen und australen Florenreichen jetzt gleichzeitig eine wichtige Rolle, aber mit ganz getrennten Gattungen und Arten spielen; dabei ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass neben der polyphyletischen Entstehung einzelne Gattungen oder Arten des borealen Stammes zum Süden, oder einige des australen Stammes zum Norden (letzteres viel seltener!) gelangt sind, so wie ich es eben für die monophyletischen Primulaceen annahm.

Eine solche polyphyletische, d. h. mindestens in zwei verschiedenen, wahrscheinlich aber in noch mehreren schon getrennten Florenreichen entstandene Ordnung scheinen mir die Umbelliferen zu sein, von denen ich annehmen zu dürfen glaube, dass sie als Ordnung jüngern Alters sich aus den älteren Araliaceen entwickelt habe mit im Norden und Süden neben einzelnen gemeinsamen ganz verschiedenen Gattungen.

Um ein klein wenig näher auf diese über die Umbelliferen ausgesprochene Meinung einzugehen, welche ich allerdings ausführlicher nur in Verbindung mit der ganzen systematischen Eintheilung der Ordnung erörtern könnte, sei zunächst auf *Hydrocotyle vulgaris* als höchst eigenthümliche Umbellifere des mittleren Europas hingewiesen, welche jedem angehenden Floristen als eine »ganz andere« Umbellifere wie die sonst gewohnten sofort auffällt. Nur eine Art ist sonst noch europäisch, *H. natans*, von welcher URBAN (Ber. d. deutsch-bot. Ges. 25. April 1884) jüngst die Zusammengehörigkeit mit *H. ranunculoides* nachgewiesen hat; letztere Pflanze hat nun ein geradezu erstaunliches Areal von Italien mit den Inseln, Palästina, Transkaukasien, Abessinien und Madagaskar in der Alten Welt bis zu den Vereinigten Staaten und über die Tropen hinweg nach Argentinien. Noch andere *Hydrocotyle*-Arten sind auf der südlichen Halbkugel ähnlich weit verbreitet *(H. asiatica)* und zeigen dadurch eine gewisse grosse Wanderungsfähigkeit der Gattung. Die Hauptmasse ihrer Arten steckt in den australen Florenreichen. Nun sagt schon ein alter Grundsatz von R. BROWN, man solle die Urheimat jetzt weit verbreiteter aber geologisch junger Gattungen da suchen, wo sie ihre Verwandten im System haben, und wo auch in der

---

[1]) Vergleiche eine grössere Zahl ähnlicher Beispiele in ENGLER's Entwickl. d. Florengebiete, Bd. II, pag. 256.

Regel die grössere Fülle ihrer eigenen Arten entwickelt ist; dieses Princip weist uns für *Hydrocotyle* auf den Süden. Man könnte ja (entsprechend der oben pag. 195 von Dyer angeführten Anschauung) vermuthen, *Hydrocotyle* sei eine neben vielen anderen borealen Umbelliferen-Gattungen im Norden entstandene Gattung, welche bei ihrer südwärts gerichteten Wanderung an den Südspitzen der Kontinente eine reiche Entwickelung gefunden hätte; nach allem aber ist das Gegentheil anzunehmen, und die wenigen in den nördlichen Florenreichen verbreiteten Arten sind als die nordwärts gelangten Ausläufer der australen Gattung anzusehen. Denn von allen andern Hydrocotyleen-Gattungen ist nur noch eine *(Micropleura)* in Mexiko, also in einem Lande der nördlichen Hemisphäre, einheimisch, die übrigen *(Trachymene, Platysace, Siebera, Xanthosia, Apleura* und besonders *Azorella!)* sind alle austral, sowohl in Australasien, als dem australen Amerika und Afrika. Und was für merkwürdige und für den Florencharakter dieser Länder wichtige Pflanzen sind unter den australen Hydrocotyleen, zumal unter den westaustralischen *Xanthosia*- und *Siebera*-Arten, und unter den antarktischen Azorellen *(Bolax)*, welche stellenweise die Hauptmasse der Vegetation bilden, artenreich sind, und dabei systematisch so sehr den Charakter der Hydrocotyleen *(»Umbellae imperfectae«)* zur Entwickelung bringen, dass *Azorella lycopodioides* im Feuerland statt der Dolden einzelne Blüthen terminal auf den mit Scheidenblatt versehenen Astspitzen trägt. — Aehnliches lässt sich über die Tribus der *Mulineen* als australer Sippe sagen, wenn auch von ihr einige Arten diesseits des Aequators vorkommen. Dagegen sind andere Tribus ausgesprochen boreal, und andere halten sich schwankend zwischen Nord und Süd, indem sie sehr von einander abweichende Gattungen hier und dort entwickeln. Auch hat unstreitig eine Vermischung der polyphyletisch entstandenen Ordnung in ihren Tribus stattgefunden.

Wenn nun jetzt die Araliaceen noch in vielen Florenreichen reichlich vertreten sind, warum sollte man nicht auch den jetzigen Umständen gemäss es für möglich halten dürfen, dass Umbildungen an ganz getrennten Orten erfolgen, wodurch bei völliger Verschiedenheit der zunächst entstehenden Arten und natürlichen Gattungen doch zwei der Herkunft nach verschiedene Sippen herauskommen, welche ihren hauptsächlichsten Charakteren gemäss, schliesslich in eine Sippe (Ordnung) verschmolzen werden müssen? Ich glaube, dass diese Anschauung sich fruchtbarer für Systematik und Geographie erweisen wird als die noch mehr hypothetische Annahme, dass in allen diesen Fällen die Arten des Nordens durch die Tropen hindurch gewandert seien und in den südlichen Ländern selbstständig neue Formenkreise gebildet hätten.

Gewisse andere Ordnungen sind entschieden nur durch ein gewisses künstliches Band zusammengehalten und zerfallen in Unterordnungen, welche ohne Weiteres als monophyletische, oder selbst noch einmal als polyphyletische Ordnungen kleineren Umfangs gelten können; so z. B. die Rutaceen, von denen man die Diosmaceen sogleich als australe Ordnung abtreten kann.

Hier ist dann auch noch an die schon auf pag. 200 in diesem Sinne erwähnten Proteaceen hinzuweisen, die — eine morphologisch sehr natürliche Ordnung — dennoch in den meisten Dingen den Eigenschaften entspricht, welche ich mir von polyphyletischen Sippen höheren Ranges denke, und welche man sich vielleicht als selbstständig an mehreren Orten aus den Thymelaeaceen entwickelt vorstellen darf.

Nach den gegenwärtigen systematischen Bearbeitungen der lebenden Proteaceen, z. B. von Bentham und Hooker einschliesslich der Bearbeitungen australischer Proteaceen durch F. v. Müller, bildet die Ordnung 50 Gattungen, von denen keine mehr in den borealen Florenreichen vorkommt; es finden sich dagegen von Gattungen:

in den australen Florenreichen der östlichen Erdhälfte . . .	29,	der westlichen . .	3
in den tropischen Florenreichen der östlichen Erdhälfte . .	5,	der westlichen . .	3
gemischt in den australen und tropischen Florenreichen derselben	13,	gemischt in derselben . . .	—
	47		6

Die Zahlen 47 und 6 für die Gattungen der östlichen und westlichen Erdhälfte hängen damit zusammen, dass unter 50 Gattungen nur drei dem Osten und Westen gemeinsam sind; das ist nämlich zunächst *Roupala* mit 28 Arten im tropischen Amerika, zu welcher Gattung auch noch eine Art in Queensland und eine zweite in Neu-Caledonien zugerechnet wird; ferner *Lomatia* mit 3 Arten in Chile und 3 in Ostaustralien von Tasmanien bis Queensland, endlich noch *Embothrium* mit 4 Arten im australen SüdAmerika und vielleicht einer Art in Queensland. Amerika also, welches hinsichtlich seiner Proteaceen nur mit Neu-Seeland an Armuth wetteifert, hat nur 3 Proteaceen-Gattungen, die ihm sicher allein angehören. Aber damit sind auch schon die geographischen Anomalien der Ordnung erschöpft; denn wenn wir in diesem Falle als discontinuirliche Areale diejenigen bezeichnen wollen, welche den Rahmen eines natürlichen Florenreiches (wobei ich meine Eintheilung zu Grunde lege) verlassen, so sind unter 50 Gattungsarealen 45 continuirlich; die 5 discontinuirlichen werden ausser von jenen eben genannten 3 Gattungen gebildet von *Persoonia* (60 Arten in ganz Australien und ausserdem eine Art auf Neu-Seeland), und von *Grevillea* (156 Arten in ganz Australien und ausserdem 7 Arten auf Neu-Caledonien), und es erscheinen also 2 davon nur sehr wenig discontinuirlich, da keine grosse Sprünge vorkommen. Wie eng begrenzt die Gattungsareale der Hauptmasse nach sind, geht daraus hervor, dass unter Zugrundelegung meiner Eintheilung in Florengebiete von den 50 Gattungen 29 in nur einem einzigen Florengebiet leben (nämlich entweder im südwestlichen Kaplande, oder im südwestlichen Australien, oder im östlichen Australien, oder in Tasmanien, oder in Chile), 6 in nur zwei Florengebieten, die übrigen 15 Gattungen in mehreren. Besonders scharf sind die Unterschiede zwischen Afrika und den übrigen Proteaceen-Gebieten ausgeprägt. 12 Gattungen besitzt Afrika, von denen die Mehrzahl auf das südwestliche Kapland beschränkt ist, einige zugleich über das tropische Afrika zerstreut bis Abessinien vorkommen und eine in Madagaskar endemisch ist; diese alle fehlen in Australien, Neu-Seeland, Süd-Amerika. — Nun sieht man ja die Wanderungsfähigkeit der Proteaceen in Afrika und im Osten wie Norden Australiens, aber es sind doch immer dieselben typischen Gattungen jener Continente, welche man in deren Umgebung bemerkt. Wenn derselbe gemeinschaftliche Proteaceen-Stamm alle diese Gebiete durch Wanderung besiedelt hätte, sollte man meinen, dass ein grösserer Zug von Verwandtschaft durchginge und mehr ähnliche gleiche Gattungen hüben und drüben sich fänden, so wie es z. B. mit manchen gemeinsamen Formen Japans und der östlichen Vereinigten Staaten auch nach ihrer lange vollzogenen Florentrennung der Fall ist. Ich kann mir daher nur die Vorstellung machen, dass die scharf verschiedenen Proteaceen-Gebiete ihre eigene getrennte Entwickelung von Anfang an, natürlich aus einander verwandten Stammformen in jedem Lande gehabt haben.

Die Gattungen sind der Regel nach monophyletisch. — Für die Entstehung der Varietäten und Arten waren wir oben zu dem Resultat gekommen, dass dieselben um so mehr monophyletisch sein werden, je schärfer ihr Charakter ausgeprägt ist, sodass die einheitliche Entstehung nur für schwache Umbildungen zweifelhaft sein sollte. Für die Entstehung der Ordnungen ist neben der monophyletischen (hauptsächlicheren) auch die polyphyletische angenommen. Es ist noch hinzuzufügen, dass die Mehrzahl der Ordnungsgruppen (der »Klassen« oder »Cohorten«) welche eine grössere Zahl einander systematisch nahestehender Ordnungen zusammenfassen, durchaus polyphyletischen Charakters zu sein scheint, und endlich solche grosse systematische Gruppen wie *Sympetalae* u. a. durchaus ohne Ausnahme polyphyletisch sein werden; es hat also — wie im systematischen Theile dieser Abtheilung gezeigt werden soll — nicht eine ursprünglich zuerst die Eigenschaft der sympetalen Corolle an Stelle der aus unverwachsenen Blumenblättern bestehenden Corolle entwickelnde Ordnung gegeben, aus deren weiterer Entwickelung alle übrigen jetzt zu der Abtheilung *Sympetalae* gerechneten Ordnungen entstanden wären, sondern die verschiedensten polypetalen Ordnungen haben ihren Antheil zur Entstehung der *Sympetalae* geliefert und letztere Abtheilung ist also in dieser Hinsicht »künstlich«.

Wenn nun von schwachen Varietäten bis zu starken Arten mit steigender Schärfe die monophyletische Entstehung betont wurde, von den Ordnungen an aber zu den höheren Systemsippen (Klassen, Abtheilungen der Dikotylen etc.) die Möglichkeit oder sogar Wahrscheinlichkeit der polyphyletischen Entstehung zunahm, so kann das nur darin begründet sein, dass die Schärfe der Sippencharaktere von den Arten zu den Cohorten hin insofern sinkt, als es der Systematik bei den Sippen höheren Ranges (Ordnungen, Klassen) stets schwerer fällt, die unterscheidenden Merkmale der Sippen mit ihrer erdgeschichtlichen Entwicklung in Einklang zu bringen, also etwas natürlich vollständig Begründetes darzustellen.

Nun stehen diejenigen Sippen, welche wir mit dem systematischen Begriff der Gattungen zu belegen pflegen, im Range zwischen Arten und Ordnungen, und in ihnen kann sich also der erste Wechsel in der Schärfe monophyletischer Entwicklung vollziehen. Da aber die Ordnungen bei freierer Anwendung des Begriffes von einheitlicher Entstehung auch noch in der Mehrzahl monophyletisch zu sein scheinen, die Gattungen aber viel natürlichere Einheiten in der Regel darstellen, so wird die Entstehung derselben sich meistens an die der Arten anschliessen, d. h. also monophyletisch sein. Als natürliche Gattungen fasse ich die Sippen auf, welche aus einer polymorph entwickelten Art unter allmählicher Vergrösserung der Artverschiedenheiten sich herausgebildet haben: es ist aber nach dem von den Ordnungen (pag. 216) Gesagten auch die polyphyletische Entstehung von Gattungen möglich. Auch in diesem Punkte schliesse ich mich an Engler's[1]) Ausspruch an: »Es ist nun klar, dass bei solchen Formenkreisen, wie denen der Cruciferen, Umbelliferen, Papilionaceen, Compositen, der Orchideen, wo der Blüthenbau und die Beschaffenheit der Frucht eine so grosse Einförmigkeit zeigen, Formen entfernterer Gebiete, aber ungleichen Ursprunges, in den zur Gattungsunterscheidung benutzten Merkmalen einander so ähnlich werden können, dass sie von den Systematikern derselben Gattung zugerechnet werden; d. h. also, es können viele der von den Botanikern unterschiedenen Gattungen sehr wohl polyphyletisch sein.«

Am schwierigsten dürfte die Unterscheidung zwischen einheitlicher oder getrennt-geographischer Entstehung der Gattungen in solchen Ordnungen sein, welche aus anderen Erwägungen schon selbst als polyphyletisch betrachtet werden dürfen, wie ich es z. B. für die Umbelliferen annahm. Denn wir haben z. B. in Australien unter sehr eigenthümlichen Umbelliferen auch die in den nördlichen Ländern vielfach vorkommenden Gattungen *Apium*, *Sium*, *Seseli*, *Oenanthe*, in Neu-Seeland noch zahlreiche Arten von *Ligusticum* und *Angelica*. Da nun *Sium* in denselben Arten wie im nordischen Florenreich auftritt, ist für diese Gattung nur an Wanderung zu denken, und dieselbe Erklärung ist dann auch für die anderen Gattungen mit endemischen Arten gestattet, obgleich sie nicht bewiesen werden kann. — Für andere Gattungen borealer Ordnungen scheint die ursprünglich monophyletische Entstehung mit späterer Fortentwicklung in getrennten Wohnräumen weniger zweifelhaft, weil eben alle Gattungen die gleichen sind; so z. B. bei den Ranunculaceen, welche in Australien mit *Clematis*, *Anemone*, *Myosurus (minimus)*, *Ranunculus* und *Caltha* auftreten, in Neu-Seeland ebenfalls mit *Clematis*, *Myosurus*, *Ranunculus* und *Caltha* in fast lauter anderen Arten, von denen die Hauptmasse endemisch ist.

An die eben hier berührten Erscheinungen knüpft sich noch der indirekte Beweis für die monophyletische Entstehung der Arten, den Engler (a. a. O.) in folgender Weise ausdrückt: »Wir finden immer bei den getrennten (durch Wanderung oder Verschlagung erklärlichen) Arealen, in welchen eine und dieselbe Gattung die für ihre Entwicklung günstigen Bedingungen vorfindet, meistens andere Arten, oft sogar so weit verschiedene Arten, dass dieselben einer anderen Section oder Untergattung zugerechnet werden. Wäre die Möglichkeit vorhanden, dass aus einer und derselben Art an zwei von einander weit entfernten Stellen durch allmähliche Variation wieder eine neue (an beiden Orten gleiche) Art entstehen könnte, dann müssten wir doch einmal gerade in solchen getrennten Entwicklungsgebieten einer Gattung dieselbe Art antreffen.«

---

[1]) Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Bd. II, pag. 322.

Betrachtung einzelner discontinuirlicher Sippen-Areale. — Aus allem ist hervorgegangen, dass immer die discontinuirlichen (oder in anderer Bezeichnung disjuncten) Areale der Theorie für einheitliche Entstehung der Arten Schwierigkeiten bereiten, und es soll jetzt noch ausführlicher auf ihre Bedeutung und die Art ihrer Betrachtung hingewiesen werden. —

Die Seltenheit wirklich discontinuirlicher Species-Areale ist schon pag. 211 bis 214 besprochen, wobei natürlich stets mit sogen. »Verschlagungen«, d. h. durch seltene Zufälligkeiten bewirkte abnorme Verbreitung gerechnet werden muss. Auch in der Thiergeographie herrscht die Seltenheit der Discontinuität für Species-Areale, so dass WALLACE[1]) es für nöthig hält, einzelne besonders auffällige Verbreitungsverhältnisse zu erklären. Das eine derselben sucht auch in der Pflanzengeographie nach Analogien, dass nämlich die süd-europäische orientalische *Parus palustris* genau übereinstimmt mit der in China zwischen Peking und dem Hoang-ho lebenden Artform, während über das ganze nördliche Europa und Sibirien *P. borealis* verbreitet ist und ausserdem im nördlicheren Ost-Asien *P. camtschatkensis* und *P. japonicus* endemisch sind. In diesem und in ähnlichen Fällen könnte wirklich an Entstehung derselben »Art« in zwei weit getrennten Gebieten gedacht werden, wenn nicht auch — wie gewöhnlich diese Erklärungen zweideutig sind — die einfachere Annahme möglich wäre, dass China und Süd-Europa die letzten Erhaltungsgebiete von *Parus palustris* sind, welche Art an den anderen Stellen ihres einstmals grösseren continuirlichen Areals neue (jüngere) Arten gebildet hat. Dann ist immer noch merkwürdig, dass sich in zwei weit entfernten Ländern dieselbe Art unverändert hat erhalten können, da diese Erhaltungsbedingungen auch die Möglichkeit gleicher oder sehr ähnlicher Selectionsbedingungen zum Entwickeln gleicher neuer Varietäten an getrennten Orten nahe legen.

Castanea vesca, deren Entwicklung in der Tertiärzeit oben (pag. 208) kurz berührt wurde, bietet im Verfolg der dort gewonnenen Ansichten ein lehrreiches Beispiel für die Discontinuität des Areals. In ihren alten Stammformen unzweifelhaft weit verbreitet ist sie jetzt nur noch im mediterran-orientalischen Florenreich und in dem des mittleren Nord-Amerika zu Hause; in den Vereinigten Staaten ist sie nur an der atlantischen Seite, vom westlichen Florida bis Kentucky im Innern und Maine im Norden, und A. GRAY giebt von ihr an, dass ihre Früchte eine kleinere und süsser schmeckende Värietät der süd-europäisch-orientalischen bilden. Sie neigt also seit so langer Zeit, unter den Bedingungen zweier ganz verschiedener Florenreiche lebend, kaum zur systematischen Varietätenbildung und hat ihr discontinuirliches Areal durch Verlust der dem nordischen Florenreich zugefallenen Standorte erhalten. Die ganze Gattung *Castanea* besteht jetzt ausser der genannten Edelkastanie nur noch aus einer zweiten Art *C. pumila*, ebenfalls von Florida bis Ohio und Pensylvanien verbreitet. Bemerkenswerth ist noch, dass eine zweite Gattung *Castanopsis* existirt, welche systematisch zwischen *Quercus* und *Castanea* stehend ein ganz anderes Areal hat, indem sie gerade diejenigen zwischen Süd-Europa einschliesslich dem Orient und den atlantischen Staaten Nord-Amerika's liegenden Gebiete derselben klimatischen Sphäre bewohnt, welche von *Castanea* überschlagen werden, wogegen *Quercus* in allen diesen Ländern vorkommt; eine Art von *Castanopsis (chrysophylla)* nämlich ist californisch, die übrigen etwa ein Dutzend betragenden Arten ost-asiatisch. Phylogenetische Deutungen für diese Areale können mehrere vorgebracht werden, aber zunächst ist keine davon zwingend; es müsste nämlich zunächst festgestellt werden, ob *Castanopsis* ein jüngerer Zweig des *Castanea*-Stammes sei, oder ob beide gleich alte Zweige eines jetzt ausgestorbenen älteren Stammes sind, oder ob sie überhaupt nicht in direktem Abstammungsverhältniss stehen.

---

[1]) Island Life, pag. 63—65.

Das discontinuirliche Areal der Buchen, der Gattung *Fagus*, ist als von einer der Kastanie nahe verwandten Cupulifere sehr viel auffallender und nur hypothetisch ohne festere Anhaltspunkte für eine sichere Entscheidung zu erklären. Das Areal der borealen Arten ist oben (pag. 208) schon besprochen; dazu kommt aber ein ganz neues Areal in den australen Florenreichen mit einer grösseren Zahl von Arten, von denen nur eine in Chile den Habitus unserer Wälder bildenden Buche mit periodischer Belaubung wiederholen soll. Diese etwa 12 australen Arten leben im pacifischen Süd-Amerika von Chile bis zur Magellhansstrasse, auf Neu-Seeland und in Australien vom südlichen Neu-Süd-Wales bis Tasmanien, an Arten in allen drei genannten australen Florenreichen verschieden. Systematisch sind die australen und borealen Buchen in der jüngsten Bearbeitung der *Genera plantarum* von BENTHAM und HOOKER[1]) in je eine besondere Section gestellt; früher haben einige Forscher die Feuerlands-Buchen als eigene Gattungen aufführen wollen,[2]) aber auch sie erscheinen mindestens sehr nahe verwandt mit den borealen Arten, die, wie schon gesagt, in Chile ein noch besseres Analogon haben. Ich glaube unter diesen Umständen durchaus nicht die Gattung *Fagus* für polyphyletisch erklären zu dürfen, sondern nur als eine Gattung (borealen Ursprungs?) mit ganz discontinuirlich gewordenem Areal nennen zu müssen.

Ein durch seine Discontinuität ziemlich auffälliges Areal besitzt *Pelargonium*. Diese aus unseren Gärten wohl bekannte Gattung kommt mit 163 Arten in Süd-Afrika vor, wo ihre Hauptmasse im südwestlichen Caplande lebt, weniger zahlreiche Arten im südlichen und südöstlichen Caplande, verbreitet bis in das Namaqua-Land an der West- und bis Natal an der Ost-Küste. Im südlichen tropischen Afrika sind zwei verschlagene Arten: *P. cortusifolium* unterm südlichen Wendekreise, und *P. flabellifolium* ausser in Natal auch in Angola. Pelargonien, welche man auf St. Helena fand, sind als vom Caplande eingeführt erkannt. Aber auf Tristan d'Acunha ist eine Art *(P. acugnatum)* gefunden, welche später als identisch mit einer Cap-Art und zugleich häufig auf Tasmanien und auf der nördlichen und mittleren Insel Neu-Seelands bestimmt wurde und *P. grossularioïdes* (oder in seiner Varietät *P. clandestinum)* heisst. Dies ist die einzige Art Neu-Seelands; aber Australien besitzt in seiner ganzen Ausdehnung vom Südwesten bis nach Queensland und Tasmanien zerstreut zwei selbständige Arten: *P. australe* und *Rodneyanum*; von diesen hat *P. australe* wenigstens eine nahe verwandte Art im Caplande. Nördlich vom Aequator kommen nun auf den Hochgebirgen Abessiniens drei ganz selbständige Arten vor, *P. quinquelobatum* und *P. multibrac-*

---

[1]) Bd. III, pag. 410 (1880).

[2]) HOMB. et JACQUINOT, Voyage de l'Astrolabe au Pôle Sud; Phanérogamie, Taf. 6—8 (ohne Text).

teatum in der nördlichen Provinz Tigre (14° nördl. Br.) und *P. glechomoides* in der südlichen Provinz Schoa (10° nördl. Br.). Aber noch weiter nordwärts (35—38° nördl. Br.) ist eine neue selbständige Art auf dem Taurus, von Nord-Syrien bis Cilicien und Kurdistan, an einer Reihe von Fundstellen beobachtet. (In Amerika ist keine Art, auch nicht im antarktischen, gefunden; dafür besitzt Süd-Amerika 35 Arten von *Tropaeolum*, einer jetzt mit Recht den Geraniaceen zugerechneten Gattung, welche nun ihrerseits der Alten Welt vollkommen fehlt). Fassen wir das Beispiel von *Pelargonium* zusammen, so liegt doch unter Beachtung der Wanderungsfähigkeit der Pflanzen einerseits und der geographischen Natur der Standorte, wo die Pelargonien ausserhalb des Caplandes beobachtet sind, andererseits nicht der geringste Grund vor, an der monophyletischen Entstehung dieser Gattung in Süd-Afrika mit ausgestrahlter geringer Verbreitung von Tristan da Cunha, Australien und Neu-Seeland bis Abessinien und Cilicien zu zweifeln; hält man daran fest, so ist es dann andererseits lehrreich zu sehen, dass die 4 nördlich vom Aequator vorkommenden Pelargonien alle ihren eigenen systematischen Artcharakter besitzen.

Von besonderem Interesse sind die Areale der Coniferen, da bei vielen ihrer Gattungen die jetzige Discontinuität ihres Areals sich auf ein erwiesener Maassen hohes geologisches Alter und eine frühere anders und weiter gestaltete Verbreitung zurückführen lässt. Viele wohl auch nicht mehr junge Gattungen, wie *Pinus* und *Abies*, haben trotzdem ein sehr continuirliches Areal behalten und zeigen deutlich den borealen Charakter, indem sie die Tropen nur in den Hochgebirgen nördlich des Aequators berühren und den australen Florenreichen fern bleiben; *Larix* hat das verhältnissmässig continuirlichste Areal. Dagegen sind die viel älteren Araucarien gegenwärtig nur noch in einem discontinuirlichen Areal der südlichen Erdhälfte (Brasilien, Valdivien; Ost-Australien — Malayischer Archipel und Norfolk I.) vorhanden, mit deutlich geschiedenem Habitus nach Ländern der westlichen und östlichen Hemisphäre. — Eins der interessantesten discontinuirlichen Areale besitzt *Libocedrus* mit 1 Art in Kaliforniens Gebirgen 38—41°, 1 Art in Süd-China (Yünnan, Hotha), 1 Art auf Neu-Caledonien und 2 auf Neu-Seeland, endlich 2 Arten in Chile. Diese verschiedenen Arten scheinen so weit übereinzustimmen, dass in ihre Gattungszusammengehörigkeit kein Zweifel gesetzt ist; nur die südchinesische Art[1]) ist zuerst als besondere Gattung (*Calocedrus*) beschrieben, weil sie den Habitus von *Thuya* besitzt. Diese weit entlegenen Standorte würden für polyphyletische Entstehung einer Gattung sprechen können, wenn nicht die paläontologischen Funde die Entstehung im Norden und ihre allmähliche Ausbreitung südwärts im hohen Grade wahrscheinlich machten; diese Deutung hat SCHENK[2]) bei Bearbeitung der fossilen Coniferen schon klar gelegt.

Europa besitzt jetzt keine *Libocedrus*-Art mehr, wie es noch im Tertiär der Fall war. Wäre ein europäischer Zweig der Gattung am Leben geblieben, so würde sich das Areal von *Libocedrus* in der Gegenwart recht gut mit dem oben besprochenen von *Fagus* vergleichen lassen, indem Yünnan mit Japan zu demselben entwicklungsgeschichtlichen Florenreich gehört, Kalifornien annähernd ebenso mit den atlantischen Staaten Nord-Amerika's, und da Chile sowohl für Buchen als auch für *Libocedrus* Heimat ist; nur hat *Libocedrus* als grösserer Wärme bedürftig in Austral-Asien Neu-Caledonien und Neu-Seeland aufgesucht, *Fagus* dagegen Neu-Seeland, die südöstlichen

---

[1]) *Libocedrus (Calocedrus) macrolepis* KURZ, in TRIMEN's Journal of Botany 1873, pag. 196, Taf. 133.

[2]) Handbuch d. Paläontologie, herausgeg. v. ZITTEL; Bd. II, pag. 309.

Gebirge Australiens und Tasmanien. — Man sieht daher, wie sich einige genauer bekannte Fälle verallgemeinern lassen, und ferner scheint die oben genannte Anschauung DYER's (s. pag. 195) in gewissen Fällen sogar noch auf jetzt lebende altentstandene Gattungen bezogen sich sehr gut bewähren zu können.

Etwas Aehnliches lässt sich von dem Areal der ebenfalls zu den Cupressaceen gehörigen Coniferen-Gattung *Callitris* sagen, nur mit dem Unterschiede, dass bei den verschiedenen Arten sehr discontinuirlichen Areals die morphologischen Differenzen so gross geworden sind, dess neue Untergattungen oder schwächere Gattungen mit sehr viel kleinerem und innerhalb der Florenreichsgrenzen continuirlichen Areal entstanden sind. Während BENTHAM und HOOKER (Gen. pl. III., pag. 424) die Gattung *Callitris* im weiten Sinne annehmen, zerfällt sie bei ENDLICHER[1]) in *Widdringtonia* mit Süd-Afrika und Madagaskar als Areal, *Frenela* mit Australien, Tasmanien und Neu-Caledonien als Areal, und *Callitris* selbst mit nur einer Art auf den Bergen und Hügeln Marokkos und Algiers; dazu kommt noch eine verwandte Gattung *Actinostrobus* im südwestlichen Australien und *Fitzroya* in Valdivien. Nun sind alle diese Gattungen zusammen mit der eben besprochenen Gattung *Libocedrus* von ENDLICHER in eine Unterabtheilung (*Actinostrobeae*) der Cupressaceen vereinigt, die sehr »natürlich« ist, d. h. welche ganz das Gepräge von innerem, wirklich verwandtschaftlichen Zusammenhange besitzt, und welche dennoch ein höchst discontinuirliches Areal aufzuweisen hat. In unserem Sinne folgert daraus ihr hohes erdgeschichtliches Alter. —

Ein gegentheiliges Beispiel zeigt die Sippe (Tribus oder eigene kleine Ordnung) *Saurureae*, die in innigster Verwandtschaft mit den Piperaceen stehen. Sie besteht aus zwei Gattungen *Saururus* und *Houttuynia*, welche vom Himalaya ostwärts bis Japan, und von Kalifornien bis Florida verbreitet sind: diese sind sowohl systematisch als geographisch zusammengehörig. Nun schliesst man denselben neuerdings aber die 1865 beschriebene Gattung *Lactoris* der südamerikanischen Insel Juan Fernandez an, welche das Areal der Saurureen sogleich discontinuirlich macht. Hier bedarf es wahrscheinlich keiner langen Erwägungen: aus Beschreibung und Abbildung[2]) von *Lactoris* geht hervor, dass hier nur die systematische Form und die Nothwendigkeit, diese Gattung irgendwo anzuschliessen, zu der aufgeworfenen Frage führt; *Lactoris* und die übrigen Saurureen sind zwei verschiedenen Stämmen entsprossen, und die sonst natürliche Gruppe wird durch diese Vereinigung »unnatürlich«.

Es giebt gewisse Ordnungen — als Beispiel seien die Gesneraceen genannt — welche systematisch als wohlgefügte Sippen mit eigenem Habitus auftreten, aber bei einer ziemlichen Discontinuität des Areals in erster Linie ihre Gattungen nach Florenreichen zerfallen lassen, (wie z. B. bei den Gesneraceen die tropischamerikanischen Gesnereen, die ebenfalls tropischamerikanischen Columneen, und die hauptsächlich in den Tropen der alten Welt verbreiteten Cyrtandreen, zu denen auch eine auf den Pyrenäen einheimische Art gehört.) Wenn auch glaublich ist, dass in den Tropen beider Hemisphären ähnliche Stammeltern zur Entstehung jener geologisch jüngeren, jetzt dort vorhandenen Ordnung Veranlassung gegeben haben, so scheint es doch sehr leicht möglich, dass nicht dieselben, d. h. nicht die zu einer wohlumgrenzten Gattung und Ordnungsabtheilung gehörigen Arten deren Stammformen sind; und hier würde ebenfalls eine polyphyletische Entstehung leicht annehmbar sein, ohne dass eine richtige Beweisführung zunächst möglich erschiene. In solchen Fällen braucht denn also auch die Discontinuität nicht ein Beweis von geologisch bedeutendem Alter zu sein. —

---

[1]) Synopsis Coniferarum (1847), pag. 5, 31—41.

[2]) PHILIPPI, Verh. der zool.-botan. Ges. in Wien, Bd. 15, pag. 521, Taf. 13.

Im Allgemeinen hat sich also auch bei Betrachtung dieser einzelnen Beispiele herausgestellt, dass für Arten und auch für gut umgrenzte Gattungen gar keine zwingenden Beweise vorliegen, irgendwo die Discontinuität des Areals auf Entstehung an getrennten Orten aus ähnlichen Stammformen zu deuten. Schlecht umgrenzte Gattungen können zweifelhaft sein, weil sowohl das Zerfallen einer natürlich zusammenhängenden Sippe als auch das unnatürliche Verbinden nach systematischen Regeln, welche nicht immer das Wesen erschöpfen, der Sache zu Grunde liegen kann; von den Ordnungen bedarf wohl jede einer besonderen Prüfung zur Entscheidung ihrer Entstehungsfrage. — Hinsichtlich der Entstehung aller dieser Sippen ist noch daran zu erinnern, dass der sie verbindende systematische Charakter nach descendenztheoretischer Anschauung[1]) ein höheres Alter hat als die ihn tragenden Repräsentanten der Sippe; so ist die Gattung gewöhnlich älter als irgend eine ihrer Arten, die Ordnung älter als die sie zusammensetzenden Gattungen, weil während ihrer Entwicklung die ursprünglich noch nicht sehr in eigenartiger Richtung abweichenden Arten resp. Gattungen durch solche ersetzt sind, welche die Charaktere stärker ausgeprägt zur Schau tragen.

Es kommt bei derartigen Untersuchungen, wie sie in den vorher angeführten Beispielen nöthig waren, leicht vor, dass man auf einen unangenehmen Gegensatz stösst zwischen der Systematik, wie sie ist, und der, die man als wahren Ausdruck der natürlichen Verwandtschaft gleichsam in der Idee mit sich trägt. Ich füge daher hier zum Schluss einen Ausspruch von FOCKE[2]) an, den derselbe bei Ermittelung des Artbegriffs that: Die wissenschaftliche Untersuchung der wahren verwandtschaftlichen Beziehungen innerhalb eines Formenkreises darf sich nicht beeinflussen lassen durch die systematische Bearbeitung, welche die betreffende Pflanzengruppe zufällig gefunden hat, muss aber umgekehrt der Systematik die leitenden Gesichtspunkte liefern.

§ 3. Wechselbeziehungen zwischen Standorten und neuen Sippen. — Es sind im Vorigen die geographischen Areale der Sippen betrachtet als gegebene Grössen, welche oft eine schwierige Fragestellung sowohl wegen der Verbreitungsweise, als auch hinsichtlich der Entstehungsweise jener Sippen veranlassen. Schon darin liegt ausgedrückt, dass räumliche Nachbarschaft oder Trennung für die Herausbildung der Sippencharaktere von grosser Wichtigkeit sein muss, wie ja bekanntlich WAGNER's Migrationsgesetz und Separationstheorie darauf aufbauen, wonach es nur dann zur Bildung einer neuen »Art« kommen soll, wenn ein einzelnes keimerzeugendes Individuum oder Eltern-Paar oder ein keimfähiger Same vom Verbreitungsbezirk der Sippe entfernt auf einem neuen Standorte eine isolirte Kolonie gründet; der Pflanzengeograph hat ja nun das Recht, auch ohne an die stete Nothwendigkeit solcher Migration zu glauben, die Folgen derselben zu mustern und die Entstehung der Arten mit ihr zu vergleichen. Ohne hier in das eigentliche Gebiet der Abstammungslehre eindringen zu wollen, welche als etwas Gegebenes angesehen wird, soll doch versucht werden,[3]) die Rolle, welche gleiche oder ungleiche Heimat mit gleichbleibenden oder sich ändernden klimatisch-geologischen Lebensbedingungen in der Entstehung neuer Sippen spielt, einigermaassen zu bestimmen, um dadurch diese allgemeinen Betrachtungen über die Beziehungen systematischer Charaktere zur Geographie zum Abschluss zu bringen.

---

[1]) WALLACE, Island Life, pag. 67.

[2]) »Ueber polymorphe Formenkreise« in ENGLERS bot. Jahrb. Bd. 5, pag. 74.

[3]) Zuerst habe ich diesen Versuch mitgetheilt in den Abhandlungen der naturw. Gesellsch. Isis in Dresden 1882, Abhandlg. XIII.

Ich unterscheide in erster Linie Umformungen der Sippen und ihre Spaltungen; bei den ersteren bleibt die Zahl bestehender Sippen zunächst ungeändert, bei den letzteren wird sie vermehrt. Nur in der Theorie wird solche Unterscheidung möglich sein, da bei fortgesetzter Umformung wohl schwerlich alle zu der betreffenden Sippe gehörigen Lebewesen in gleicher Weise umgewandelt werden, wenn es aber nur mit einem Theile geschieht, so ist dadurch schon eine Spaltung — besser gesagt eine Abzweigung — vollzogen; ebenso kann von den durch Spaltung an Zahl vermehrten Sippen alsbald ein Theil aussterben, so dass die Anzahl wieder der ursprünglichen gleicht; doch scheint es ja nach allen Beobachtungen erwiesen, dass die Anzahl der Verschiedenheiten in der Lebewelt im steten Steigen begriffen ist. Ich spreche schlechthin von »Sippen«; doch ist die Ausdrucksweise so gewählt, dass man am leichtesten darunter starke Varietäten oder Arten sich vorstellen mag.

a) Umformungen der Sippen.

1. Umformung durch dauernde Veränderung der äusseren Verhältnisse. Die äusseren Verhältnisse für Pflanzenleben werden dauernd umgeändert, wenn ein bestimmtes geographisches Gebiet im Laufe langer Zeiträume durch die der physikalischen Geographie zur Erklärung zufallenden tellurischen Veränderungen einen durchgreifenden Klimawechsel (Veränderung der Mitteltemperatur, der Temperaturschwankung, der Länge der Vegetationsperiode, der Vertheilung von Regen und Sonnenschein) erfährt. Dasselbe geschieht, wenn bei rascher Hebung eines Gebirgssystems oder einer anderen schnell wirkenden Ursache an bestimmten Theilen der Erde das Pflanzenleben zerstört war, wenn also z. B. eine Wüste entstanden war, wie sie die Gipfel thätiger Vulcane auch bei nicht zu grosser Meereshöhe auszeichnet, und dadurch den Pflanzen an den Rändern dieser Wüste die Möglichkeit geboten wird, in das vegetationsleere Gebiet mit seinen veränderten Lebensbedingungen hineinzuwandern und sich dort heimisch zu machen. In diesen Fällen müssen die Sippen den äusserlich veränderten Lebensbedingungen folgen, und, wenn sie nicht aussterben, bezüglich nicht über ihre alten Grenzen hinausgehen sollen, wird früher oder später eine Umänderung ihrer inneren wie äusserlich wahrnehmbaren morphologischen Eigenschaften erfolgen müssen. Abgesehen von der oben schon erwähnten grossen Möglichkeit, dass Sippen unter derartigen Verhältnissen sich zugleich spalten, ist auch die einfache Umformung möglich und findet einen kräftigen Beweis darin, dass unter den Tropen die grosse Mehrzahl von feuchte Wärme liebenden Pflanzenordnungen immer auch einige Vertreter für die kälteren Klimate ihrer Hochgebirge aufzuweisen hat; so z. B. einzelne Palmen oben im Himalaya, wo sich statt der Sippe *Chamaerops* eine umgeänderte Sippe *Trachycarpus* vorfindet, oder auf der Höhe der Anden von Ecuador, wo schon nahe der Region mit häufigen Schneefällen die Wachspalmen *(Ceroxylon)* als von denen der tiefen Regionen völlig verschiedene Systemgattung auftreten, wo aber doch die Verschiedenheit nicht weit genug reicht, als dass nicht das verwandtschaftliche Band zwischen beiden noch kenntlich wäre. Auf den australischen Alpen wachsen

einige wenige montane *Eucalyptus*-Arten,[1]) harzige Sträucher von Compositen[2]) in den Hoch-Anden, dornige *Astragalus* und niedere Polster bildende *Acantholimon*-Arten auf den Hochgebirgen Persiens, aromatische Labiaten in den oberen Regionen der Mittelmeerländer; drei Compositen von ganz anderer Verwandtschaft und Herkunft als die der Hoch-Anden, nämlich *Robertia taraxacoides*, *Senecio aetnensis* und *Anthemis aetnensis* bilden die letzte hochalpine Flora des Aetna bis 3000 Meter; das der Kiefer so ähnliche deutsche Krummholz *(Pinus Pumilio)* findet sich mitten im Bereich der ersteren Art, während von Kamtschatka bis zum Jablonoi-Gebirge die der Zirbelkiefer nahestehende aber als eigene Art unterschiedene *Pinus Cembra * pumila* am Nordostrande des grossen Zirbelkieferareals in Sibirien ihr eigenes, engeres Areal besitzt. — Was in alten Zeiten für Sippenveränderungen vor sich gingen durch Umformungen solcher Arten und Gattungen, die wir jetzt nicht mehr kennen, können wir nicht wissen und nur aus einigen paläontologischen Studien im Vergleich mit der Jetzwelt ahnen; aber gerade der Vergleich der oberen Bergfloren mit den zugehörigen Tieflandsfloren zeigt die Wirkung der veränderten Lebensbedingungen in dem räumlich geschiedenen Vorkommen verwandter Sippen oben und unten, von denen wir die eine aus directer Umformung eines Theiles der zu der anderen gehörigen Individuen betrachten dürfen; ebenso oft werden Umformungen vor sich gegangen sein, ohne dass noch ein Theil der ursprünglichen Sippe erhalten geblieben wäre.

2. Umformung bei periodischen Schwankungen der äusseren Verhältnisse. — Bei der Wichtigkeit, welche, zumal für die jüngste Periode der Erdentwicklung in höheren Breiten, die oben (pag. 201—203) berührten periodischen Schwankungen des Klimas einzunehmen scheinen, ist es auch nöthig, ihre Wirkungen in der Theorie von den vorigen auseinander zu halten. Die Oscillationen werden nämlich vielleicht so wirken, wie die Cultur auf die meisten ihr unterworfenen Pflanzen: es werden unter veränderten Verhältnissen neue Sippen sich allmählich herausbilden, welche bei der Rückkehr der früheren Verhältnisse ebensowenig zur früher dort vorhanden gewesenen Sippe zurückschlagen, wie die Culturrassen sich selbst überlassen in den enger umschriebenen Formenkreis des Wildlings zurückschlagen; es werden vielmehr neue Formenkreise entstehen können, welche bei jeder Oscillation einen neuen Ausschlag in dieser oder jener Richtung zeigen, und rascher vielleicht als bei langsamer dauernder Veränderung werden die Sippen Anstoss zur Umformung erhalten.

b) Spaltung und polymorphe Vermehrung der Sippen.

Die beiden ersten Weisen möglicher Formumbildungen rechnen entweder mit langen Zeiträumen oder mit neuen in starker Weise rasch hervorgetretenen Verschiebungen der Lebensverhältnisse, um bei der anerkannt bestehenden Variabilität der Pflanzen eine neue Selection zu vollziehen. Andere Weisen rechnen in erster Linie mit der Variabilität der Sippen selbst und haben nur noch in den thatsächlichen Verhältnissen der physikalischen Geographie liegende Hülfsmittel nöthig, um eine grössere Zahl von Sippen neben einander oder neue Sippen an Stelle der alten zu erhalten, wobei der für die Concurrenz der Arten gegebene beschränkte Raum in erster Linie in Betracht kommt.

---

[1]) *Eucalyptus alpina* LINDL. auf dem Gipfel des Mt. William, mehr als 4000 Fuss hoch; sie ist die kleinste und langsamst wachsende Art dieser grossen Myrtaceen-Gattung.

[2]) Der »*Frailejon*« *Espeletia grandiflora*, einer Zwergpalme mit grauen filzigen Blättern gleichend, das typische Kennzeichen des Páramo, in den Cordilleren Columbiens. Abbildung in HUMB. und BONPL., Pl. aequinoct. Bd. II, Taf. 70—72; Tribus *Silphieae*.

3. Wirkung der Asyngamie. — Vor einem Decennium hat KERNER[1]) auf eine neue Weise für Abspaltung divergirender Varietäten und Arten aufmerksam gemacht, welche dadurch ein besonderes Interesse beansprucht, weil sie biologisch begründet zugleich zeigt, wie von verschiedenen Varietäten die eine unzweifelhaft bei gegenseitiger Concurrenz andere Standorte aufsuchen muss als die andere. Als »Asyngamie« wird bezeichnet, wenn einzelne Individuen aus dem gemeinsamen Art-Formenkreise ihre Geschlechtsorgane früher oder später als der dem Arttypus entsprechende Durchschnitt zur Reife bringen und dadurch zu einer abgesondert selbständigen Fortpflanzung gelangen; Kreuzungen, welche sonst so leicht durch steten Ausgleich entstehender Differenzirungen den Arttypus constant erhalten können, sind hier von selbst ausgeschlossen, und so werden sich alle einseitigen Variationen der zu früh oder zu spät blühenden Exemplare isolirt erhalten. —

Es ist aus der einheimischen Flora bekannt, dass manche nahe verwandte Arten sich durch verschiedene Blüthezeit besonders gut auszeichnen; man kann annehmen, dass sie mindestens dadurch vor Verbastardirungen geschützt sind. Als solche Beispiele führe ich an nicht nur die als »gute« Arten anerkannten *Primula elatior* und *P. officinalis* (letztere 8—14 Tage später blühend), sondern auch *Tilia europaea* ✱ *grandifolia* und ✱ *parvifolia*, *Senecio Fuchsii* und *nemorensis*, *Phyteuma spicatum* ✱ *album* und ✱ *nigrum*.

Solche asyngamische Varietäten können, unter abweichende äussere Lebensbedingungen versetzt, sich möglicher Weise an Orten erhalten, wo die Stammform zu Grunde gehen muss, z. B. bei früherer Blüthezeit und schnellerer Fruchtreife in alpinen Höhen, wo die Kürze der Vegetationsperiode dem späteren Blühen hinderlich ist; oder es wird diese biologische Differenz Veranlassung sein, dass die früher blühende Varietät sich nach den Orten mit kürzerer Vegetationszeit zurückzieht; es können also dadurch prosöcische Sippen entstehen.[2])

4. Wirkung der Artbildung auf cönobitischem Wege. — Etwa gleichzeitig mit dem Bekanntwerden asyngamischer Varietätengemische machte NÄGELI[3]) seine wichtigen Beobachtungen über »Das gesellschaftliche Entstehen neuer Species« bekannt, illustrirt an zwei alpinen Hieracien aus der Sippe *H. villosum* auf der Rothwand bei Schliersee. In dieser Abhandlung wird der Cönobitismus als Regel nahe verwandter Pflanzenformen in allen einzelnen Verwandtschaftsgraden, von den allergeringsten Varietäten bis zu starken Arten hinauf, hingestellt.

Das lehrreiche *Hieracium*-Beispiel selbst sei hier zur allgemeineren Beachtung solcher Forschungen im Auszuge mitgetheilt: Auf dem ganzen Gebirgsstock der Rothwand wächst auf trockenen mit wenig Gras bewachsenen Stellen und an Felsen häufig *Hieracium villosum*; auf einem sonnigen rasenlosen Steilhange dagegen stehen zwei unter einander und mit *H. villosum* sehr nahe verwandte Formen. Dieselben verhalten sich in den meisten Merkmalen so zu einander, als ob *H. villosum* ihre Zwischenform wäre; die eine, *H. villosissimum* geht in der längeren und reicheren Behaarung wie in den grösseren Köpfen und den längeren Hüllschuppen soweit über *H. villosum* hinaus, als die andere, *H. elongatum*, in der schwächeren und kürzeren Behaarung wie in den kleineren Köpfen und in den kürzeren Hüllschuppen hinter demselben zurückbleibt. Beide Formen unterscheiden sich aber gemeinsam von *H. villosum* durch höheren Stengel und spätere Blüthezeit; beide sind auf der Rothwand (anderswo waren sie bisher nicht beobachtet) ungefähr in gleicher Zahl vorhanden und vollständig prosöcisch, während *H. villosum* dort gänzlich fehlt. Bastarde zwischen *H. villosissimum* und *elongatum* konnten nicht gefunden werden. — »Diese Beobachtung zeigte, dass die beiden Formen das verwandte *H. villosum* von ihrem, demselben im Uebrigen angemessenen Standorte verdrängten, dass sie aber einander selbst nicht zu verdrängen im Stande waren.. Die Vermuthung lag nahe, es möchten aus dem ursprünglich allein vorhandenen *H. villosum* sich nach entgegengesetzten Seiten hin abweichende Varietäten gebildet haben, welche durch gemeinsamen Kampf die Mutterform und ebenso alle Zwischenformen, die sich durch die Kreuzung nothwendig bilden mussten, zu verdrängen vermochten.«

---

[1]) Vorläufige Mittheilungen über die Bedeutung der Asyngamie für die Entstehung neuer Arten. Innsbruck 1874.

[2]) NÄGELI nennt (in den Sitzungsber. der Kgl. bayr. Akademie vom 10. März 1866) die ein fast oder ganz zusammenhängendes Areal bewohnenden nahe verwandten Varietäten resp. Arten »cönobitisch« (gesellig) und unterscheidet dabei das wirkliche Durcheinanderwachsen zweier verwandter Sippen als »Synöcie« von dem sich nur Berühren der beiden geschiedenen Areale an ihren Grenzen oder in einer Uebergangszone unter dem Namen »Prosöcie«; der Gegensatz zum Cönobitismus liegt in der »Separation« oder »Isolirung« nahe verwandter Sippen von einander.

[3]) Sitzungsberichte d. Kgl. bayr. Akademie d. Wiss. in München, math.-phys. Classe, 1. Febr. 1873, pag. 165—204.

Einen ähnlichen Fall glaube ich in einem, anscheinend seit sehr alter Zeit unverändert daliegenden Moor des Erzgebirges bei Sebastiansberg an *Senecio*-Formen aus der Untergattung *Tephroseris (Cineraria)* beobachtet zu haben. Dort wuchsen zwei von einander in Form, Farbe, Grösse der Blüthenköpfe und Blüthenstände, in ihrer Behaarung und Blüthezeit sehr deutlich von einander abweichende Varietäten an zwei Standorten cönobitisch, für welche sich die REICHENBACH'schen Namen *Tephroseris rivularis* und *Schkuhrii* (als Arten) verwenden liessen, die aber beide auch sonst zerstreute Standorte im Erzgebirge besitzen; ich betrachte dieselben als Varietäten von *Tephroseris sudetica*, welche ich in ihrer Hauptform dort nicht aufzufinden vermochte und von der sich wiederum beide Varietäten im entgegengesetzten Sinne unterscheiden. *Tephroseris sudetica* selbst ist nur Unterart von *Senecio (Tephroseris) crispatus*, mit welchem Namen ich den ganzen grossen Formenkreis aller dieser verschiedenen Varietäten umfasse. — Es hält überhaupt nicht schwer (wie schon NÄGELI bemerkt), solche Vorkommnisse in der Natur zu finden, nur dass leider sehr selten die Vergesellschaftung zweier eigenartiger Varietäten unter Ausschluss einer dritten (Stamm-) Form so deutlich ausgesprochen möglich ist wie in dem von NÄGELI berichteten Falle.

Wie hier von zwei Tochterarten die Rede war, die gemeinschaftlich divergirend die Stammart verdrängen, so ist noch die andere Möglichkeit vorhanden, dass eine einzelne Varietät sich neben der Stammart und mitten in ihrem Areal einen ständigen Platz erobert und unter Divergenz ihrer Charaktere mit jener sich weiter selbständig ausbildet. Dem entsprechend findet man nicht selten neben einer allgemeiner verbreiteten Pflanzenform gesellig mit ihr in kleinem Gebiet eine andere (jüngere), die anderswo nicht vorkommt. — Für unsere pflanzengeographischen Betrachtungen ist das gemeinsame Resultat dieser Untersuchung von Wichtigkeit, dass sich ohne räumliche Trennung die Fülle der Sippen gleichen oder untergeordneten Ranges in demselben kleinsten natürlich geographischen Abschnitt häuft und die Verwandtschaftskreise, sofern sie zur Transmutation neigen, grössere Mannigfaltigkeit in demselben abgesteckten Hauptareal der ganzen Sippe erhalten.

Für diese praktischen Resultate in der Flora ist es sogar zunächst gleichgültig, ob man der Vermehrung der Arten auf diesem normalen Transmutationswege das Vorrecht einräumen will, oder ob man, wie FOCKE[1]) jüngst auseinandergesetzt hat, glaubt, dass die Bastarde von unter oder neben einander vorkommenden Varietäten, seltener von Arten, die passendsten und lebenskräftigsten Formen darstellen.

---

[1]) »Ueber polymorphe Formenkreise«, in ENGLER's botan. Jahrb. Bd. V, pag. 69—73.

Für das Nebeneinander-Vorkommen der neuen Varietäten oder Arten (ähnlich für Gattungen) werden auf kleinstem Raum zunächst folgende Verschiedenheiten gelten:

a) die Stammsippe bleibt neben ihren Abkömmlingssippen auf demselben Standorte erhalten;
b) die Stammsippe wird durch die social entstehenden divergenten Abkömmlingssippen verdrängt;
c) die Stammsippe bleibt in der Nähe ihrer Abkömmlingssippen auf anderen Standorten erhalten;
d) die Stammsippe und ihre verschiedenen Abkömmlingssippen ziehen sich, alle getrennt, auf von einander getrennte Standorte auseinander. (In diesem letzteren Falle vollzieht sich also nachträglich eine, den Anschauungen WAGNER's entsprechende nachträgliche Separation.)

Hat man den Beginn der Spaltung einer Sippe in 2 oder 3 verwandte Sippen erhalten, so braucht man sich in längeren Zeiträumen oder auch unter Hinzukommen besonders rascher Veränderungen in den äusseren Verhältnissen (siehe sub 1.) in kürzerer Zeit nur dieselbe Sache mehrmals wiederholt und mit Auslese verbunden zu denken, um die Möglichkeit vieler neben einander vorkommender Sippen zu verstehen. Es ist eine Eigenthümlichkeit solcher Gegenden, welche in jüngeren Perioden ein grosses, zur Besiedelung für gewisse Pflanzenformen sehr günstiges freies Feld boten, dass sie von diesen begünstigten Pflanzensippen eine grosse Zahl nahe verwandter »Arten« aufweisen, die einander vielfach noch so nahe stehen, dass die systematische Bearbeitung dieser Formenkreise auf grosse Schwierigkeiten stösst. Weite Strecken in Argentinien, die grossen Steppen von Persien bis Turkestan und selbst die breite Niederung des Amazonenstromes bieten in manchen Gattungen Beispiele dafür (Compositen, Salsolaceen in den Steppen, Araceen und Palmen in den Tropen); *Astragalus* als eine der artenreichste Gattung der borealen Länder mittlerer Breiten mit weit über 1000 Arten in der Alten Welt und über 200 in Nord-Amerika ist eine der interessantesten Gattungen für das Studium dieser Erscheinung.

Ich denke mir, dass auf unbesetztem Boden (in neu entstandenen Steppen, in vom Eise befreiten Niederungen und Bergen) die Mehrzahl der Nachkommen einer zu dessen Besiedelung besonders gut geeigneten Sippe zunächst erhalten bleiben können und nun zur cönobitischen Entfaltung ihrer Varietäten, welche stark divergiren dürfen, Spielraum haben. Allmählich aber wird der zuerst noch schwach besetzte Boden von kräftigen Pflanzen besiedelt, der noch zu bevölkernde Raum wird knapp und verschwindet völlig und nun scheidet die Selection die günstigeren Arten der zertheilten Sippe unter der Vielzahl von allen aus und bewirkt dadurch allmählich — indem Lücken entstehen — die Ausprägung einiger neuer Sippen (Gattungssectionen, Arten). Es muss also die stärkste Artenfaltung und ein massenhaftes Neubilden gleichartiger Formen durch Zusammenwirken der unter 1. genannten Umänderungen äusserer Art mit der cönobitischen Sippenspaltung statthaben.

5. Die Spaltung in geographisch getrennte Repräsentativ-Sippen. Es ist eben schon der nachträglichen Separation verschiedener Sippen gleichen Stammes, die ursprünglich cönobitisch waren, als einer Möglichkeit gedacht, den verschiedenen Sippen auch verschiedene Standorte und hernach verschiedene

Areale zu verschaffen. Es bleibt hier nur noch die Erörterung des letzten allgemeinen Falles übrig, der am besten der Wagner'schen Migration und Separation entspricht. Gerade so wie (nach Modus 1) eine Sippe im Laufe der Zeit bei Veränderung ihrer Existenzbedingungen transformiren muss, so kann sie es gleichzeitig, wenn es ihr — als richtige systematische Einheit gedacht — gelungen ist, unverändert ein grosses Wohngebiet rasch zu erobern, und wenn dann unter irgend welchen tellurischen Umständen bestimmte Theile dieses Areals anderen, neuen Beeinflussungen ausgesetzt sind, während andere Theile des Areals keine Veränderungen oder ganz andere und den ersten entgegengesetzte erfahren. Auch hier liegen wieder die beiden zu unterscheidenden Hauptfälle vor, dass die ursprüngliche Stammsippe irgendwo in dem grossen früher von ihr bewohnten Areal erhalten bleibt, während in den anderen Theilen desselben eine oder eine Mehrzahl von abgezweigten veränderten Tochtersippen mit separirten Arealen herrscht, oder dass die Stammsippe selbst ganz ausstirbt und an allen Orten die einander verwandten und in allen zu ihren Beobachtern redenden Zügen ihre Verwandtschaft verrathenden Tochtersippen allein übrig bleiben, wo dann das frühere gemeinsame grosse Areal der Stammsippe zugleich in eine Anzahl separirter kleinerer Areale zerfällt. Natürlich können sich diese separirten Areale secundär wiederum verändern, das eine auf Kosten des anderen sich vergrössern, sich von neuem in Areale neuer Tochtersippen zerlegen, aber die Hauptform der gleichzeitigen Vermehrung von Sippen im System und von Arealen in den Florenreichen wird dabei die gleiche bleiben. — Diese Art und Weise der Entstehung neuer Sippen aus älteren mit separirten Arealen drückt das Princip der als »Repräsentativ-Sippen« (oder als »correspondirender« oder »vicariirender« Varietäten, resp. Arten, Gattungssectionen, Gattungen) bezeichneten einander verwandten und sogar denselben Ursprung direct theilenden Vertreter desselben Typus in geographisch gesonderten Gebieten aus, für welche eine Fülle von Beispielen vorliegt.

Beispiele. — *Cornus suecica* ist die bekannte Staude des nördlichen Europa's, merkwürdig durch ihre Eigenschaft als Staude in einer sonst aus Sträuchern gebildeten Gattung; in Canada und bis Carolina südwärts wächst eine höchst ähnliche Art, von Willdenow als eigene Art *Cornus canadensis* benannt; ich fasse beide als Unterarten einer früheren gemeinsamen Stammsippe *Cornus herbacea* auf, welche jetzt also nur noch in der Idee existirt. Ganz dasselbe ist z. B. mit *Trientalis* der Fall, welche westlich und östlich vom Atlantischen Ocean in die Schwestersippen *T. europaea* und *T. americana* zerfallen ist. In eine viel grössere Reihe von Repräsentativ-Sippen ist *Trollius* zerfallen, von welcher Gattung *Tr. europaeus*, *asiaticus (altaicus*, und *Ledebourii,) americanus (laxus)* die verwandten gegenwärtigen Sippen bezeichnen. — Vom Lebensbaum und der Platane bezeichnen *Thuya orientalis* und *occidentalis*, *Platanus orientalis* und *occidentalis* zwei gut getrennte Repräsentativ-Arten im Orient und in Amerika. Sobald wir den Rahmen der als »Varietäten« oder »Arten« bezeichneten Sippen verlassen, wird die Wahl der Beispiele schwieriger, weil die nahe schwesterliche Verwandtschaft sich ungleich schwieriger verräth; es wird daher auch alsdann der Ausdruck »Repräsentativformen« mehr ein wissenschaftlicher Sprachgebrauch, um zu bezeichnen, dass für eine Charakterform eines Florengebietes sich eine ähnliche Charakterform in einem anderen Florengebiet findet; so z. B. für *Digitalis* von den Scrophulariaceen in der Alten Welt im nordischen Florenreich und den Mittelmeerländern, *Pentastemon* aus derselben Ordnung in gleichen Breiten Nord-Amerika's, ohne dass man beweisen könnte, beide Gattungen seien divergente Sippen gleichen Ursprungs. — Deshalb sollte man den Ausdruck »repräsentativ« für Sippen höheren Ranges als Gattungen nicht anwenden, da man sich über deren Entstehung nur unklare Bilder machen kann; oben hob ich hervor, dass die Proteaceen des Kaplandes und Australiens nach Florenreichen völlig getrennte Gattungen enthielten, und doch würde es sehr schwer halten zu beweisen, dass sie wirklich correspondirende Repräsentanten sind mit gleichartiger Entwicklungsgeschichte.

Wenn man bei grösseren und formenreichen Gattungen diesen Verhältnissen in der Natur nachspürt, wird man selten nur den einen oder anderen Typus der Sippen-Umformung und -Vermehrung antreffen; es wird sich im Gegentheil oft ein buntes und schwer in richtiger Weise zu entwirrendes Bild vorfinden. Es sind bisher überhaupt wenig Versuche der Art gemacht, durch genaues Studium der Verwandtschaft und Verbreitung der Glieder einer Sippe sich ein Bild ihrer Entwicklung zu entwerfen, was mit dem jugendlichen Alter dieser Richtung zusammenhängt.

Eine ausgezeichnete Untersuchung der Art lieferte schon i. J. 1869 Kerner[1])

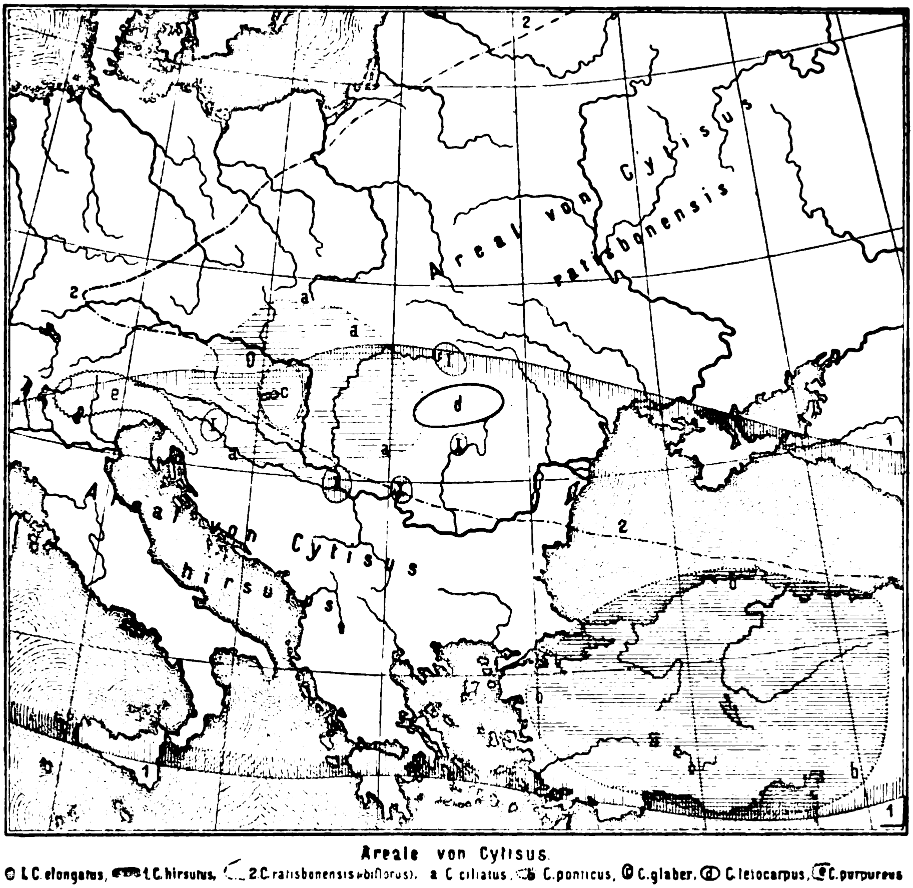

Areal von Cytisus ratisbonensis
Areal von Cytisus hirsutus
a
b
c
d
e
1
2
Areale von Cytisus.
I C. elongatus, 1 C. hirsutus, 2 C. ratisbonensis (biflorus), a C. ciliatus, b C. ponticus, c C. glaber, d C. leiocarpus, e C. purpureus

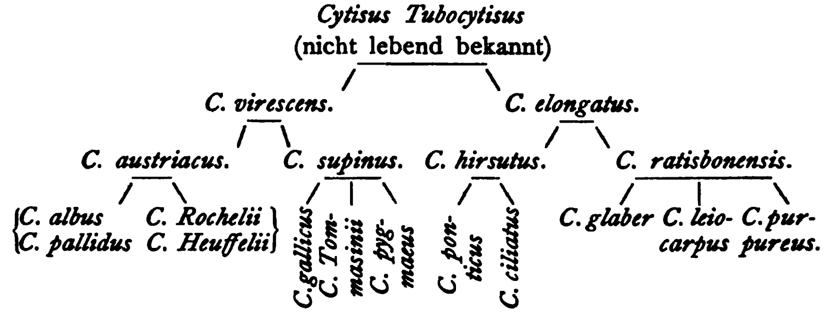
Fig. 2. (B. 500.)

Areale von *Cytisus elongatus* und der von ihm abstammenden 7 Sippen. I *C. elongatus* selbst in 5 kleinen abgeschlossenen Standorten. 1. Mittlerer Theil des Areals von *C. hirsutus*, es fehlt in der Figur das westliche Ende des Areals Süd-Frankreich und das nordöstliche Spanien bis Saragossa umfassend; a) das Areal von *C. ciliatus*, b) das Areal von *C. ponticus* als nächster Tochtersippen. 2. Westlicher Theil des Areals von *C. ratisbonensis* oder *C. biflorus*, es fehlt in der Figur der östliche Theil des Areals mit der nördlichen Grenzlinie über Wiatka und Perm nach Jekaterinenburg im uralischen Sibirien und ostwärts, und mit der südlichen Grenzlinie vom Ostrande des Schwarzen Meeres über den Kaukasus zum Altai; c) das Areal von *C. glaber*, d) das Areal von *C. leiocarpus* und e) das Areal von *C. purpureus* als seiner nächsten Tochtersippen.

---

[1]) »Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden; ein Beitrag zur Lehre von der Entstehung und Verbreitung der Arten, gestützt auf die Verwandtschaftsverhältnisse, geographische Verbreitung und Geschichte der *Cytisus*-Arten aus dem Stamme *Tubocytisus* DC. (Festschrift z. 43. Vers. deutsch. Naturf. und Aerzte, Innsbruck 1869.)

in einer speciellen Analyse der Sippe *Tubocytisus* aus der Gattung *Cytisus;* sie ist lehrreich, um nach den theoretischen Ableitungen noch ein grösseres in der Natur vorliegendes Beispiel zu betrachten, und soll anregend zu ähnlichen Untersuchungen wirken. Sie ist nur an den Formen der Jetztwelt angestellt, und die Palaeontologie hat nichts dazu beitragen können. Genaue Untersuchung aller Formen der genannten Sippe *Tubocytisus* liess Kerner eine Reihe sehr innig mit einander zusammenhängender Arten unterscheiden, deren Verwandtschaft in folgendem Stammbaum ausgedrückt wird:



Wir sehen darin eine wiederholte Spaltung der Sippe in zwei oder drei divergente Tochtersippen, welche aus den morphologischen Charakteren theoretisch abgeleitet ist; die ganze Sippe hat endlich zu sehr divergenten Formen geführt, wenn man Endglieder wie *C. purpureus* und *albus* mit einander vergleicht, zeigt aber dennoch so sehr inneren Zusammenhang, dass ein Systematiker aus Besorgniss, keine scharf zutreffende Unterschiede für die 18 als »Arten« unterschiedenen kleinen Formkreise aufzufinden, sie alle in eine einzige Art ohne einheitlichen Charakter hat zusammenziehen wollen.

Das höchste Interesse aber gewährt der Vergleich der Areale aller 18 Arten, von denen Fig. 2 diejenigen des *C. elongatus* mit seinen abgeleiteten Tochterarten nach Kerner's Darstellung veranschaulicht. Während nämlich die hypothetische Ursippe *Cytisus Tubocytisus,* welche jetzt nur noch als systematisches Ideal organischer Einheit in der Gattungssection existirt, überall ausgestorben ist, sind — dem Areal nach zu urtheilen — auch seine ältesten Auszweigungen *C. virescens* und *elongatus* im Zurückweichen begriffen und haben nur noch seltnere, nicht mehr zusammenhängende Standorte (siehe Areal I in der Figur); die 4 Tochtersippen dieser ältesten abgeleiteten Sippen aber *(C. austriacus, supinus, hirsutus, ratisbonensis = biflorus)* haben jede ein sehr weites und ziemlich continuirliches Areal in Europa und dem westlichen Asien, wie die Figur unter 1 und 2 zeigt; die von ihnen aber abgeleiteten jüngsten Sippen, 12 an der Zahl, haben alle nur ein kleines geschlossenes Areal an irgend einem Rande des Hauptareals ihrer Muttersippe, wie *Cytisus ponticus* in Kleinasien, *ciliatus* um die Theiss und mittlere Donau, *glaber* westlich vom letzteren Areal, *leiocarpus* im östlichen Ungarn, *purpureus* in den südöstlichen Alpenländern. Dort also treffen die Areale der ältesten Stammformen, da auch *C. virescens* dort seine beschränkte Heimath hat, mit den vermuthungsweise jüngsten Sippengliedern zusammen. *Cytisus supinus,* auf der Karte nicht dargestellt, hat ein Areal von Toulouse in Süd-Frankreich über die Donauländer und das Schwarze Meer zum Kaukasus und in das westliche Sibirien hinein; an dem West- und Südrande dieses grossen continuirlichen Areals finden sich die beschränkten Areale seiner Tochtersippen, nämlich *C. gallicus* von Paris nach Marseille, der unteren Garonne und nahe bis zum Ebro, *C. Tommasinii* in Dalmatien, und endlich *C. pygmaeus* in Macedonien, Rumelien und der nordwestlichen Ecke Klein-Asiens. Diese Vorkommnisse deuten wir ebenfalls als Spaltungen in getrennte Repräsentativ-Sippen; oder wenn sie ursprünglich in gleicher Heimat gewesen sind, so hat sich wenigstens in längerer Zeit eine räumliche Sonderung vollzogen; wahrscheinlicher erscheint mir die räumlich getrennte Entstehung in diesem Falle. Auch KERNER legt in seiner Schrift das Hauptgewicht darauf, »dass die Areale jener Arten, welche wir mit Rücksicht auf den Stammbaum als die letzten Sprossen des Stammes ansehen müssen, nicht im Centrum sondern nahe der Peripherie des von der zugehörigen muthmaasslichen Stammart bewohnten Verbreitungsbezirkes liegen.«

Es ist nicht nothwendig, noch weitere Modificationen hinsichtlich der Entstehung neuer Sippen und ihrer gleichzeitigen Heimatwahl aufzusuchen; es möge genügen, die wichtigsten Gesichtspunkte angeführt zu haben. — Es lässt sich ja nicht leugnen, dass alle die Betrachtungen dieses ersten allgemeinen Theiles, auch wenn sie theoretisch völlig unanfechtbar sind, stets für die Verwendung im Einzelnen viel zu wünschen übrig lassen und oft zwei- oder mehrdeutig sind; aber dennoch scheint es nothwendig, dass die gegenwärtige Systematik und Geographie der Pflanzen ihr ganzes Fundament nach den geologischen Entwicklungen der Vorzeit und nach der Fortsetzung dieser Entwicklung in der Gegenwart umformt und dass solche Anschauungen in Allen lebendig seien, welche sich damit beschäftigen wollen. OSCAR PESCHEL sagt einmal in seinen Problemen der vergleichenden Erdkunde, dass es schon ein Vorzug sei, sich etwas bei irgend welchen auffälligen Thatsachen gedacht zu haben; das muss auch der Grundsatz für jede einzelne Thatsache sein, welche wie KERNER's Studie an *Tubocytisus* Abstammung und Verbreitung als gemeinsames Problem in sich schliesst, nachdem ja die Hauptsache von dem, was man sich dabei zu denken hat, schon eine sichere Errungenschaft der Forschung ist. Und an einem rüstigen Fortschritt auf diesem Arbeitsfelde wird es nach der jüngsten Richtung, welche die Wissenschaft einschlägt, sicher nicht fehlen.

Systematischer Theil.

I. Abschnitt.

Die Principien der natürlichen Systematik.

§ 1. Begriff des natürlichen Systems.

Im Verfolg der descendenztheoretischen Ansichten glaubte man längere Zeit, das ganze System, wie es von den Klassen niederster Thallophyten bis zu den höchst organisirten Ordnungen der Angiospermen vor uns liegt, abgesehen natürlich von den Irrthümern und von den Mängeln formeller Darstellung, wo der wissenschaftliche Fortschritt täglich verbessernd eingreifen konnte, als ein völlig natürliches bezeichnen zu dürfen; in diesem System wären alsdann die untersten Ordnungen die Ueberbleibsel der frühesten organischen Geschöpfe auf Erden, die obersten die zuletzt aus ihnen in allmählicher Vervollkommnung hervorgegangenen. Aber gerade hinsichtlich der niedersten Pflanzengruppen hat NÄGELI¹)

---

¹) Mechan.-physiol. Theorie d. Abstammungslehre, pag. 464—471.

jüngst die andere Möglichkeit als die wahrscheinlichere hingestellt, dass diese (Schizophyten, Protococcaceen etc.) nach allen ihren Charakteren zu urtheilen sehr jung an geologischem Alter seien und gewissermaassen erst jetzt ihren eigenartigen Entwicklungsgang auf Erden anträten.

Es liegt nicht im Rahmen der hier vorliegenden Abhandlung, auf derartige schwierige alle Systemgruppen umfassende Fragen einzugehen, welche schon dadurch complicirter werden, dass die Meinungen über die wirklich als Urtypus zu betrachtende Ausgangsklasse getheilt sind und sich gegenwärtig vielfach nicht den Schizophyten, sondern den Flagellaten zuwenden. Es sollte aber durch diese vorangestellte Bemerkung von vornherein an Vorsicht erinnert und die Ansicht bekämpft werden, dass unser gegenwärtiges, durch die Theorie der Transmutation geläutertes Wissen ausreichend sei, um sicher zu behaupten, dass die für das ganze Pflanzensystem aufgestellte Stufenleiter auch wirklich die phylogenetische sei, d. h. eine solche, welche die reellen Abstammungslinien enthält. Wenn wir auch die Stufenleiter Muscineen — Pteridophyten — Gymnospermen — Angiospermen construiren und sie morphologisch als richtig bezeichnen, so ist damit an sich noch nicht gesagt, dass z. B. die Pteridophyten von den Muscineen abstammten; denn dafür kann ein positiver Beweis nicht erbracht werden, und es ist sogar vielleicht unwahrscheinlich. Ferner soll, während ich den directen phylogenetischen Zusammenhang von Gymnospermen mit Pteridophyten für wahrscheinlich halte, damit nicht behauptet werden, dass die Angiospermen aus dem Typus des Pflanzenreichs entstammen müssten, den wir jetzt Gymnospermen nennen; denn sie können ebenso gut direct aus anderen Pteridophyten in Gestalt eines neuen Zweiges entstanden sein. Und endlich soll damit nicht gesagt sein, dass die Angiospermen sich alle auf zwei Urformen, einen monokotylen und einen dikotylen Urtypus, zurückführen lassen sollen. Was diesen letzten Punkt anbetrifft, so habe ich schon oben (pag. 216) sogar für systematisch einheitlich aussehende Ordnungen die Möglichkeit anerkannt, dass sie polyphyletisch seien, und habe im weiteren Verfolg dieser Anschauung gar keinen Grund zu zweifeln, dass selbständig in verschiedenen Florenreichen, ja sogar neben einander in demselben Florenreich, eine grosse Zahl verschiedener monokotyler und dikotyler Stämme mit je besonderem Anfange seit der Kreideperiode entstnden seien, von denen vielleicht eine gewisse Anzahl schon wieder gänzlich geschwunden ist, ohne Nachkommen für die Jetztwelt zu hinterlassen. Daraus geht auch zugleich hervor, dass nicht alle paläontologischen Reste, auch wenn wir sie in vortrefflich erhaltenem und gut bestimmbaren Zustande auffinden, nothwendiger Weise Stammformen der jetzigen Lebewelt gewesen sein müssen, und dass sie nicht immer Uebergangstypen darzustellen brauchen; dagegen können wir hoffen, dass unter den fossilen Pflanzen einzelne Stammformen herausgefunden werden mögen, wie es ja in älteren Perioden mit Ordnungs- und Gattungstypen, in dem jüngeren Tertiär dagegen mit Gattungen und Arten schon in reichem Maasse der Fall gewesen ist. Besonders aber geht daraus hervor, dass es unmöglich ist, die einzelnen Lebewesen der Jetztwelt durch genetische Bänder derart zu verknüpfen, dass daraus ein phylogenetisch sicheres natürliches System sich ergäbe, sofern es die Ordnungen der Blüthenpflanzen verknüpfen will.[1] Dass es für Arten

---

[1] An der einheitlichen Entstehung der Arten, Gattungen und vieler Ordnungen, welche letztere jede für sich einzeln darauf zu prüfen sind, halte ich als an dem Wahrscheinlicheren fest, wenngleich NÄGELI in »Abstammungslehre« pag. 468—469 auch eine andere Möglichkeit zu betonen scheint.

(auch Gattungen) möglich ist, habe ich durch das Kerner entlehnte Beispiel pag. 231 gezeigt, und es ist eigentlich ganz selbstverständlich, dass die Sorgfalt, welche man auf die einzelnen Arten und Unterarten verwenden muss, um wie bei *Tubocytisus* die natürlichen Verwandtschaftsbande aufzuspüren und sich in die Entwicklung eines einzelnen solchen eng begrenzten Formenkreises hineinzudenken, bei der Zusammenfügung von Ordnungen gar nicht mehr mit irgend welchem sicheren Erfolge aufgewendet werden kann, weil ihre Entwicklung erdperiodenweit hinter uns liegt.

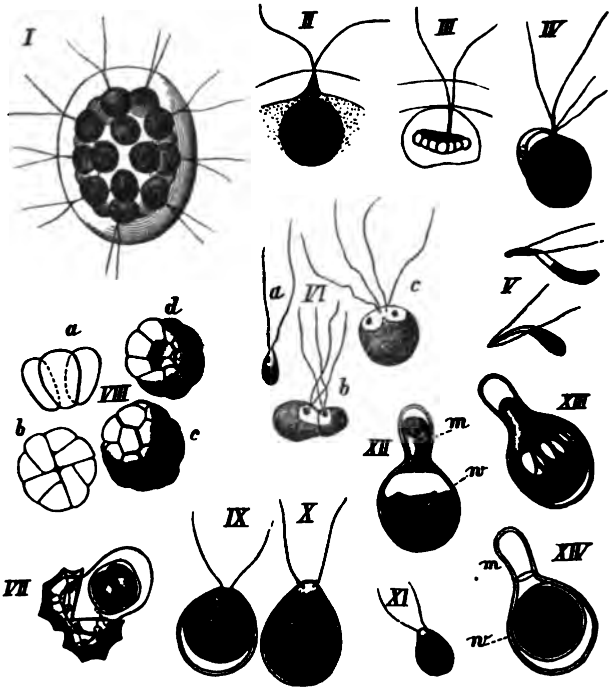
Wir müssen also unseren Wünschen Bescheidenheit auferlegen und bekennen, dass wir nach der Methode erleuchteter älterer Systematiker vor dem Durchdringen descendenztheoretischer Ideen arbeitend auch jetzt noch fortfahren müssen, die »natürliche Verwandtschaft«, welche eigentlich Blutsverwandtschaft sein sollte, durch morphologische Combination zu ermitteln und dadurch ein annähernd natürliches System zu gewinnen. Was wir auch aus der Abstammungslehre und aus den länger oder kürzer im ersten allgemeinen Theil dieser Abhandlung vorgetragenen Grundsätzen für Gewinn ziehen möchten, um darnach das ganze System der Gegenwart umzumodeln und in lauter phylogenetisch zusammenhängende Entwicklungsreihen zu verwandeln, so lassen sich doch diese Versuche nicht allgemein durchführen. Der Gewinn liegt in anderen Dingen: abgesehen von dem richtigen Verständniss der »natürlichen Verwandtschaft« im Pflanzenreich, jenem Begriff, den die ältere Naturphilosophie nur sehr unglücklich handhabte und durch Schöpfungsideen erklären zu können vermeinte, ist zunächst die Kritik zur Beurtheilung der fertig vorliegenden Systeme geschärft; denn sie kennt wenigstens die Ziele, die zu erstreben sind, und wird also diejenigen systematischen Anordnungen verwerfen, welche sich von jenen Zielen mehr als andere entfernen. Zweitens aber ist der Begriff der morphologischen Vervollkommnung der Organe geläutert, und in dieser Beziehung ist Nägeli's »Abstammungslehre« als der neueste Fortschritt zu bezeichnen, den die Wissenschaft gemacht hat, um die in der Systematik verwendeten morphologischen Merkmale phylogenetisch zu betrachten, aus ihnen ein Bild von einfachem und zusammengesetzterem Bau, niederer und höherer Ausbildung zu erhalten, und damit zugleich eine Richtschnur für die Principe, nach denen wir das zu erstrebende »natürliche« System anordnen können.

Bedeutung der ontogenetischen Periode für das System. — Es ist von Vortheil, da diese Principien sich naturgemäss auf das ganze Pflanzenreich erstrecken, etwas weiter auszuholen und die allgemeinen Grundsätze des von Nägeli entwickelten Gedankenganges[1]) zu dem Zweck hier mit aufzunehmen.

»Das Pflanzenreich beginnt mit Zellen; es muss daher für die Betrachtung der phylogenetischen Entwicklung, insofern dieselbe als Generationenfolge aufgefasst wird, die Zelle als die einfachste uns bekannte selbständige Einheit zu Grunde gelegt werden«. Bei den niedersten Pflanzen genügt die Kenntniss einer Generation zur vollständigen Kenntniss ihres ganzen Entwicklungsganges, da bei steter Aufeinanderfolge von Zellen mit gleichen Tochterzellen sich alle Generationen gleichen; sobald aber die Zellgenerationen ungleich werden und damit ein »Generationswechsel« eintritt, gehört zur Kenntniss dieser weiter vorgeschrittenen Pflanzen die eines ganzen »Cyklus« von Generationen, wobei unter »Cyklus«, wie in der vergleichenden Morphologie, eine Reihe von einem bestimmten Ausgangspunkt bis zur Wiederkehr eines gleichen Endes verstanden wird. Dieser Cyklus von Zellgenerationen wird als »ontogenetische Periode« bezeichnet. In dieselbe fällt ein »Generationswechsel« im gewöhnlichen Sinne (bei den Sporenpflanzen!) hinein, wenn die einzelnen Generationen nach ihrer reciproken Entstehung sich von einander trennen und auf einander folgende selbständige, physiologische und morphologische Individuen von ungleichem Charakter darstellen; bleiben sie mit einander verbunden zu einem einheitlichen physiologischen Individuum (z. B. bei einem dikotylen Baume), so fällt der gewöhnliche Begriff des Generationswechsels innerhalb der ontogenetischen Periode fort. Natürlich kommt es daher für Beurtheilung des Generationswechsels auf die Feststellung der »Individualität« an; viel wichtiger aber als diese mehr formelle Frage ist es, dass für den Generationswechsel und die ontogenetische Periode der nämliche Ausgangspunkt gewählt werde. Dieses ist auch bei der Prüfung der natürlichen Verwandtschaft in der grossen Stufenfolge des Pflanzenreichs von besonderer Bedeutung, weil nur in diesem Falle die verschiedenen Stufen der phylogenetischen Reihen sich richtig mit einander vergleichen lassen.

---

[1]) Mechanisch.-physiol. Theorie d. Abstammungslehre, Cap. VIII und IX.



(B. 501.) Fig. 3.

I—V Colonie und einzelne Individuen derselben von *Eudorina*. VI Copulirende Geschlechtszellen (Generation D) von *Pandorina*. VII—VIII Keimung und Weiterentwicklung der geschlechtlich erzeugten Generation (A) von *Volvox*. IX—XIV Generationen von *Chlamydomonas pulvisculus*: IX Die ungeschlechtliche Pflanze, eine Wiederholungsgeneration B_n; X und XI die weibl. und männl. Zelle der androgynen Generation D_1; XII und XIII dieselben nach vollzogener Copulalation D_2; XIV Das Geschlechtsprodukt als Anfang einer neuen Generation A.

Am natürlichsten wird der Befruchtungsact als Grenze zwischen zwei auf einander folgenden Cyklen angenommen, weil er zwei Individuen oder Generationen von einander scheidet. Eine der Generationen kann sich eine unbestimmte Zahl von Malen in gleicher Weise wiederholen und ihre Reihe mag dann als »Wiederholungsgenerationen« bezeichnet werden; bei den geschlechtslosen Pflanzen steht eine einzelne Sporengeneration einer ganzen oft sehr langen Reihe von Wiederholungsgenerationen gegenüber. Wenn wir mit $B_1 \ldots . B_n$ die Wiederholungsgenerationen bezeichnen, mit A die geschlechtlich erzeugte Generation einer sexuell sich vermehrenden Pflanze; mit C die letzte der Wiederholungsgenerationen, welche die Ausbildung der Geschlechtszellen vorbereitet; mit D die Geschlechtsgeneration (»androgyne« Generation) selbst, so gilt für einen solchen ontogenetischen Cyklus folgendes Schema: A $B_1 \ldots . B_n$ C D.

In der androgynen Generation mag man das Stadium der getrennten männl. und weibl. Zellen als D_1 und das nach der Verschmelzung beider als D_2 unterscheiden, um dies Alles in eine einzige Generation hineinzulegen.

Als Beispiel für eine solche, nur niederen geschlechtlichen Pflanzen zukommende ontogenetische Periode mögen die Volvocineen und speciell *Chlamydomonas* dienen. (Die Figur hierzu ist FALKENBERG's Abhandlung in Bd. II, pag. 281 entlehnt, wo die ausführliche Darstellung des Lebensganges besonders auf pag. 283—284 für *Chlamydomonas* zu suchen ist.)

Die Wiederholungsgenerationen (Fig. 3, IX) stellen einzellige, durch wiederholte Zweitheilung mit freiwerdenden Tochterzellen sich vermehrende Pflänzchen dar; hernach bilden sich die (in der Figur nicht abgebildeten und morphologisch von den Generationen B nur wenig abweichenden) Geschlechtsindividuen C, von denen die weibl. 2—4 Schwärmzellen in einer Mutterzelle erzeugen, die männl. 8 so viel kleinere. Diese letztere androgyne Generation D_1 bildet eine Zygospore D_2, und diese zerfällt nach längerer Ruhezeit in mehrere Schwärmzellen, die geschlechtserzeugte neue Generation A, welche die B-Generationen folgen lässt. — Bei den verwandten Gattungen sind die zweiwimperigen Individuen der Wiederholungsgenerationen zu 16—∞zelligen »Colonien« oder Zellfamilien vereinigt (Fig. 3, I—VIII); bei *Eudorina* und *Volvox* wird aber zugleich vor der Ausbildung der weibl. Geschlechtszellen eine Generation (nämlich C) unterdrückt, indem die sonst diese besondere Generation bildenden Zellen von B_n ungetheilt bleiben und direkt zu weibl. Geschlechtszellen werden; es ist also die ontogenetische Periode in diesem Falle: $A\ (B_1 \ldots\ldots {}_n + C)\ D$ ♀. —

Ganz anders stellt sich die ontogenetische Periode bei vielen höheren Algen dar, von denen z. B. die Fortpflanzung bei *Chara*[1]) und *Fucus*[2]) als gut bekannt in diesem Sinne besprochen werden mag; bei *Fucus* verwandelt sich die schematische Formel für die ontogenetische Periode in folgende: $(D + A + B_1 \ldots\ldots B_n + C)$. Es muss nämlich hier die Grenze für den mit dem Befruchtungsakt schliessenden und hernach neu beginnenden Cyklus zwischen C und D angesetzt werden, weil die Geschlechtsorgane bildende Generation C (d. h. ein fruchtbarer Spross einer nach längerer Vegetationsdauer herangewachsenen Wiederholungsgeneration) die männl. und weibl. Zellen selbst in Freiheit entlässt und sie als eigene androgyne Generation D_1 im getrennten und D_2 im copulirten Zustande umherschwärmen lässt; aus der befruchteten Eizelle aber entwickelt sich ohne weiteren markirten Generationswechsel, ja sogar ohne ein vorhergegangenes Ruhestadium, die junge Keimpflanze. Aehnlich bei *Chara.* — Die Formel für die ontogenetische Periode von *Acetabularia*[3]) dagegen, welche Alge einen höchst bemerkenswerthen Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Reproduktion zeigt, ist nach demselben Schema: $(D + A + B_1 \ldots . B_n)\ C$.

Es möge nun noch die Betrachtung der ontogenetischen Periode von *Coleochaete* folgen, welche Alge für die verwandtschaftliche Verknüpfung der Chlorophyceen mit der höheren Entwicklungsstufe der Archegoniaten, speciell der Lebermoose, herangezogen ist. (Die Fig. 4 hierzu ist wiederum FALKENBERG's Abhandlung in Bd. II, pag. 250 entlehnt.)

Die überwinternde Zygospore besteht aus einer in Rindenzellen eingeschlossenen Zellkugel (Fig. 4, VI und V) entsprechend der Generation D_2; nach dem Ueberwintern verwandelt sich dieselbe in einen Gewebekörper (Fig. 4, IV), von dem der Inhalt jeder einzelnen Theilzelle zu einer Zoospore wird; diese Zoosporen stellen somit die geschlechtserzeugte Generation A, durch Generationswechsel getrennt, dar. Die zur Ruhe gekommenen Schwärmzellen wachsen zu neuen Algenthallomen weiter und bilden den Anfang der Wiederholungsgenerationen $B_1 \ldots . B_n$, welche sich durch aus allen vegetativen Zellen mögliche Zoosporenbildungen vielfach selbständig wieder-

---

[1]) Vergleiche FALKENBERG's Abhandlung in Bd. II dieses Handbuches, pag. 241 mit Fig. 13.

[2]) Vergleiche FALKENBERG's Abhandlung in Bd. II, pag. 211 mit Fig. 7.

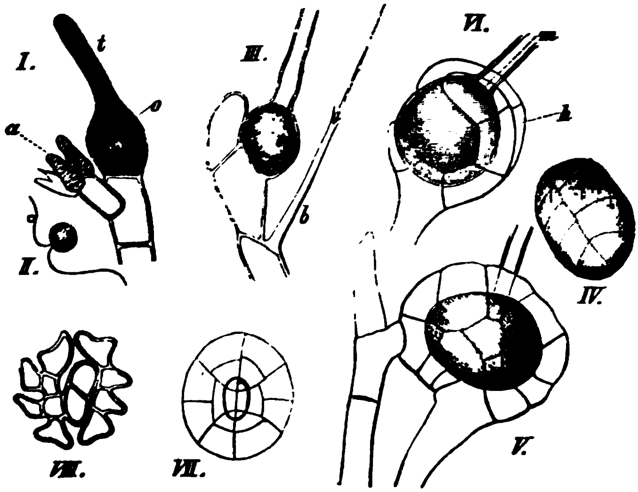
[3]) Vergleiche FALKENBERG's Abhandlung in Bd. II, pag. 269—271 mit Fig. 19.

holen. Endlich kommt eine geschlechtserzeugende Generation C mit der androgynen Generation D_1 (Fig. 4. I—III), welche eine Zygospore D_2 bildet, von welcher die Betrachtung der ontogenetischen Periode ausging.

Die Periode würde also wiederum mit

$A\ B_1 \ldots . B_n\ C\ D$, oder weil sich die geschlechtlich erzeugte Generation unmittelbar an die androgyne Generation anschliesst und hernach erst durch Schwärmzellenbildung in mehrere Einzelpflanzen B_1 zerfällt, besser mit

$B_1 \ldots \ldots B_n\ C\ D\ A$ zu bezeichnen sein.



(B. 502.) Fig. 4.

I—VI Entwicklung der androgynen Generation (D) und der geschlechtlich erzeugten Generation (A) von *Coleochaete pulvinata*; I die männl. (a) und weibl. (o mit t) Organe auf der geschlechtserzeugenden Generation C; II männl. Generation D_1, III weibl. Generation D_1, IV—VI dieselbe Generation nach der Copulation D_2, in Fig. V und VI mit den Rindenzellen. — VII—VIII Keimung anderer Coleochaeten.

Dies ist also im Ganzen genommen eine ontogenetische Periode wie bei der oben betrachteten und in Fig. 3 dargestellten *Chlamydomonas*, eine solche von deutlich niederem Charakter wegen der Trennung in verschiedene Einzelgenerationen. Trotzdem ist *Coleochaete* wegen der morphologischen Ausbildung der androgynen Generation, besonders wegen des schnabelartigen Fortsatzes am weibl. Organ (Fig. 4, I t) und wegen der Ausbildung der Rindenzellen für eine Alge hoher Organisation erklärt, so dass Falkenberg[1]) für ihre Belassung bei den Chlorophyceen (an Stelle der verlangten systematischen Stellung zu den Florideen) einzutreten Veranlassung fand. Aber damit nicht genug hat man gerade in *Coleochaete* aus den genannten morphologischen Erscheinungen der androgynen Generation eine Uebergangsform zu den Archegoniaten, zu den Lebermoosen gesucht, was sowohl Falkenberg[2]) angedeutet, als auch Göbel[3]) in seiner Abhandlung über die Muscineen weiter ausgeführt hat.

Nun ist aber die ontogenetische Periode eines Lebermooses im Sinne der hier angegebenen Formel folgende: $(B_1 \ldots \ldots B_n + C)\ (D + A)$, indem das auf die androgyne Generation D folgende Sporogon A ohne Generationswechsel sich an diese anschliesst, und dann durch Ausstreuung der Sporen einen neuen Cyklus von Wiederholungsgenerationen beginnt, an denen ohne Generationswechsel periodisch die Geschlechtssprosse C hervortreten. Nägeli ist nun der Meinung,[4]) dass die zusammengezogene ontogenetische Periode der Moose zu weit abstehe von derjenigen von *Coleochaete*, als dass die angenommene Verbindung mehr als Andeutung sei, Andeutung äusserlich morphologischer Art. — Es ist hier nicht der Ort, diese Frage sachlich zu erörtern, denn sie soll nur als Beispiel principieller Art für den Begriff des »natürlichen Systems« und seine Arbeitsmethode dienen. Und in diesem Sinne lässt sich sagen: Die morphologische Betrachtung der Sexualorgane zeigt Homologie zwischen *Coleochaete* und Lebermoosen; dass keine natürliche Verwandtschaft positiver Art zwischen ihnen herrscht, geht aus NÄGELI's Ableitung hervor; es geht überdies daraus hervor, dass *Coleochaete* schon durch ihre ontogenetische Periode einem Kreise verwandter Algen zugewiesen wird, welche ihrerseits den Moosen fernstehen; denn die natürliche Systematik hat für die Feststellung der Verwandtschaft die ontogenetische Periode ebenso abzuwägen als die Organbildung der einzelnen Pflanzen. Trotzdem dass nun keine Verwandtschaft im wirklichen Sinne für das natürliche System zwischen Chlorophyllaceen und Lebermoosen in *Coleochaete* gefunden ist, bringt doch die gefundene Homologie einiger Sexualorgane die natürliche Systematik bedeutend weiter, indem ihr dadurch die Mittel gegeben werden, die getrennten Entwicklungsstufen des Pflanzenreiches in eine morphologische Reihe zu ordnen, gerade so, als ob man wirkliche Verwandtschaft beobachtet hätte. Denn Jedermann wird die Anordnung: *Chlorophyceae* — *Hepaticae* . . *Bryaceae* — *Pteridophytae*, morphologisch beobachtet und systematisch-verwandt gedacht für richtig anerkennen müssen, obgleich z. B. auch GÖBEL[1]) betont, dass die Moose nach oben hin keine wirklichen Anknüpfungspunkte zeigen. —

---

[1]) Am angegebenen Orte, pag. 252—253.

[2]) Bd. II dieses »Handbuches«, pag. 237.

[3]) Bd. II dieses »Handbuches«, pag. 400.

[4]) Abstammungslehre, pag. 473.

Um die Betrachtung der ontogenetischen Periode hier abzuschliessen, sei noch hinzugefügt, dass im Reiche der Blüthenpflanzen keine Verschiedenheiten sich finden, da sie alle sich durch die Regelmässigkeit ihres Heranwachsens aus geschlechtlich erzeugten Samen und Erzeugung neuer Samen an geschlechtlichen Blüthensprossen vor den übrigen Pflanzen auszeichnen; allerdings zeigen die Gymnospermen einige geringere Besonderheiten, deren zum Theil in der »Morphologie der Phanerogamen« Erwähnung geschah.[2]) Durch die Besonderheit ihrer ontogenetischen Periode ohne physiologischen Generationswechsel weisen die Blüthenpflanzen eine wirkliche Verwandtschaft durch Uebergänge dargestellt mit den gefässführenden Archegoniaten, auch mit den Rhizocarpeen, überhaupt zurück und beschränken die natürliche Systematik in diesem wichtigen Punkte auf morphologische Vergleiche, welche zur Aufgabe nehmen, die Homologie gewisser Organe abzuleiten. Und auf deren Grund ist die weitere Stufenleiter: *Pteridophytae* — *Gymnospermae* — *Angiospermae* abgeleitet, von welcher schon früher vielfach die Rede war (siehe z. B. pag. 184).

So ist also der natürlichen Systematik schon in der Grundlage das Entwirren phylogenetischer Verwandtschaftsfäden genommen, wie ja auch früher aus allgemeinen Gründen abgeleitet wurde, und nur in seltenen Fällen wird der glückliche Zufall in den Klassen und Ordnungen der Hauptreiche in der jetzigen Pflanzenwelt phylogenetisch zusammenhängende Reihen als günstiges Forschungsobject aufbewahrt haben. Da diese an Zahl geringeren Fälle der Systematik nicht genügen, weil sie alle isolirten, d. h. nicht mehr durch wirkliche Verwandtschaftszeichen unter einander zusammenhängende Ordnungen ausschliessen, so ist auch die Operation der natürlichen Systematik innerhalb der Blüthenpflanzen grösstentheils dieselbe, wie bei der Feststellung der grossen Stufenleiter im ganzen Pflanzenreich: es wird eine morphologische Stufenleiter durch principiell richtige Beobachtungen festgestellt, in welche die einzelnen Ordnungen der Blüthenpflanzen möglichst ungezwungen und unter Beobachtung aller ihrer inneren und äusseren Eigenschaften hineingebracht werden, natürlich so, dass die unzweifelhaft phylogenetisch zusammenhängenden Reihen von Ordnungen womöglich nicht durch das morphologisch aufgestellte Classificationsprincip aus ihrem Zusammenhange gebracht werden.

---

[1]) Bd. II dieses »Handbuches«, pag. 401.

[2]) Bd. I dieses »Handbuches«, pag. 689—690.

Phylogenetische Anordnung der Merkmale für die Eintheilung der Phanerogamen. — Wir haben daher jetzt die Aufgabe, vom morphologischen Gesichtspunkte aus für das natürliche System eine solche Stufenfolge abzuleiten, die in sich etwa der Anschauung von gesteigerter Organisationshöhe in den als feststehend anerkannten Reichen der Thallophyten bis zu den Angiospermen entsprechen würde. Längst hat die vergleichende Blüthenmorphologie den Untergrund dazu geliefert, indem sie den Begriff »einfacher« und »hochzusammengesetzter«, bezüglich durch starke Metamorphose von ihren Ursprungsorganen am weitesten entfernter Blüthenconstructionen entworfen hat.[1]) Aber bisher sind die Ziele auf diesem Felde, obgleich schon die alte Systematik sie unbewusst und die neuere Systematik bewusst in sich getragen und darnach gearbeitet hat, niemals einheitlich verwerthet worden; dagegen haben sie jüngst von Nägeli in Fortsetzung des schon eben berührten Gedankenganges wenigstens eine einheitliche und für die Zwecke des natürlichen Systems unmittelbar verwendbare Darstellung erfahren, weshalb wir diesem Autor weiter folgen wollen; es ist dabei für die Zwecke dieser Abhandlung jedoch nöthig, stellenweise durch Ergänzungen und weiter ausführende Beispiele für die Aufstellung meines eigenen Classificationsprincipes im System der Blüthenpflanzen vorzubereiten.

»Die Phanerogamen,« sagt Nägeli, »in deren Gruppe sich keine phylogenetischen Reihen feststellen lassen, weil diese einen genau bestimmten Charakter haben müssen und weil die dafür bekannten Beispiele nicht ausreichen, bieten dagegen einen Ueberfluss von Thatsachen, um die phylogenetische Entwicklungsgeschichte der einzelnen Merkmale zu studiren. Das Princip ist natürlich das nämliche, wie für den stufenweisen Fortschritt eines phylogenetischen Stammes, nur mit dem Unterschiede, dass beim letzteren immer alle seine Merkmale bezüglich ihres stillstehenden oder fortschrittlichen Verhaltens zu berücksichtigen sind. «Die Merkmale sind sowohl im Aufbau der Caulome, als in der Gestaltung, Anordnung und Verwachsung der Phyllome überhaupt, und endlich ganz besonders im speciellen Aufbau der Blüthe zu suchen. Im Aufbau der Caulome besitzt die einfachste Entwickelung gleichwerthige, unten Laubblätter und am Achsenende Blüthenblätter tragende Strahlen, während bei höherer Entwicklung ungleichwerthige, nach bestimmtem Verzweigungsschema angeordenete Strahlen entstehen; (vergleiche darüber das in der »Morphologie«, Bd. I. pag. 639—646 Gesagte.) Unter Berücksichtigung der thatsächlichen Verhältnisse hat man als höchste Entwicklung wohl solche Sprosssysteme zu betrachten, an denen nicht unmittelbar jedes laubblatttragende Caulom in eine Blüthe oder Inflorescenz ausläuft, sondern wo entweder durch vorherige Anlage eines die blüthentragende Achse fortsetzenden und überlebenden Seitensprosses ein unbegrenzter Verjüngungsmodus eintritt, oder wo die eine Klasse von Achsen sich unbegrenzt zu Laubblattsprossen weiterentwickelt und die Blüthen oder Blüthenstände nur seitlich trägt. Abgesehen von der Anordnung der Verzweigungen geben die Metamorphosen der Caulome noch Anhaltspunkte für gesteigerte Entwicklung (vergl. »Morphologie«, Bd. I. pag. 661—668).

---

[1]) Die durch Zunahme der Metamorphose im Vergleich mit den Ursprungsorganen stets complicirter gebauten Blüthen entsprechen dem Sinne von Vervollkommnung der Organisation, wie es oben (pag. 182) angedeutet wurde.

Die Phyllome geben Merkmale gesteigerter Entwicklung zunächst in der Gestalt des einzelnen Blattes mit Anpassungs-Metamorphosen solcher Art, wie sie nur unter fortgesetzt divergenter Weiterbildung denkbar sind; ausserdem durch ihre Differenzirung in die verschiedenen, Nieder-, Laub-, Hoch- und Blüthenblätter genannten Abtheilungen, welche zuerst durch sanfte Uebergänge mit einander verbunden gedacht werden müssen, dann aber in schroffer und unvermittelter Aufeinanderfolge unter gleichzeitiger Herabsetzung der Internodien auf eine geringere Zahl sich zeigen. Von besonderer Wichtigkeit sind dann noch ihre Stellungsverhältnisse, die in die beiden Abtheilungen der rectiseriirten oder gequirlten, und der curviseriirten oder spiralig gestellten Blätter gebracht wurden. (Vergl. »Morphologie«, Bd. I., pag. 609 bis 616.) Nägeli betrachtet in einer meiner eigenen Anschauung völlig entsprechenden Weise die fortlaufende Spiralstellung als die phylogenetisch ursprüngliche, aus welcher durch wechselnde Verkürzung der Internodien die Quirlstellung abzuleiten sei; tritt Mangel an Raum ein, so können die Blattränder durch Verwachsung eine noch weitergehende Veränderung bilden, welche ja nicht sehr selten an gegenständig-gekreuzten Blättern der Laubregion (z. B. bei *Lonicera Caprifolium, Dipsacus, Silphium)* zu beobachten ist. Dass endlich mehrere auf einander folgende und nach richtiger Alternanz mit einander gekreuzte Blattquirle unter stärkster Verkürzung des sie trennenden Internodiums unter sich verwachsen, ist die am weitesten in diesem Sinne aus den ursprünglich einzelnen Blättern in Spiralstellung vorgeschrittene Veränderung, welche aber nur aus der Region der Blüthenphyllome bekannt ist.

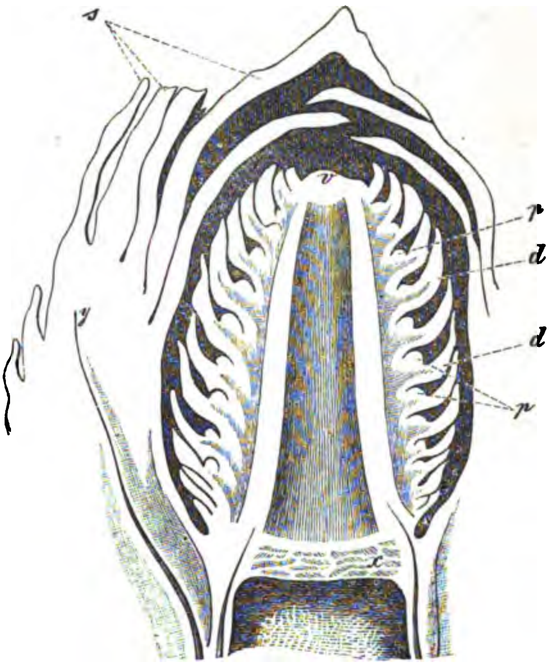
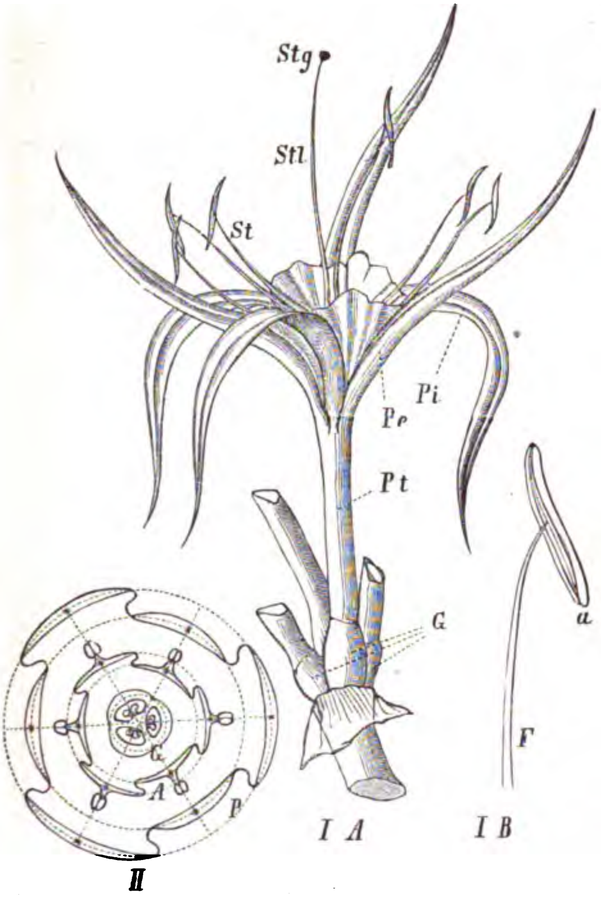


Fig. 5. (B. 503.)
Längsschnitt durch eine weibl. Blüthe von *Abies:* d Deckschuppen, p die Samenschuppen.

Die Blüthen, deren Betrachtung im Sinne der phylogenetischen Morphologie die grösste Bedeutung hat, weil die hier erlangten Merkmale zäher als in der rein vegetativen Region festgehalten werden, müssen nach zunehmender Umgestaltung der für sie ursprünglich gegebenen Theile abgeschätzt werden. — Wir können noch jetzt ihren phylogenetischen Anfang im Vergleich einer Sporangien tragenden Aehre von *Lycopodium clavatum*, *inundatum* oder ähnlichen Arten und einer weiblichen »Blüthe« von *Dammara* oder einer verwandten Conifere ahnen, wo der Begriff der »Blüthe« als der eines mit fruchttragenden Phyllomen spiralig besetzten kurzgestreckten Caulomendes gegeben ist.



(B. 504.) Fig. 6.

Hymenocallis (*Amaryllideae*) als Beispiel einer hochentwickelten monokotylen Blüthe. — I A Einzelne Blume neben 3 abgeschnittenen sitzend; G deren unterständige Fruchtknoten, deren Querschnitt aus dem Diagramm in II, G ersichtlich ist. Das Perianthium besteht aus 2 Cyklen Pe und Pi, welche untereinander zu einem gemeinsamen Rohr Pt verwachsen sind; dasselbe ist mit den aus 2×3 Staminen bestehenden Andröceum der Fall.

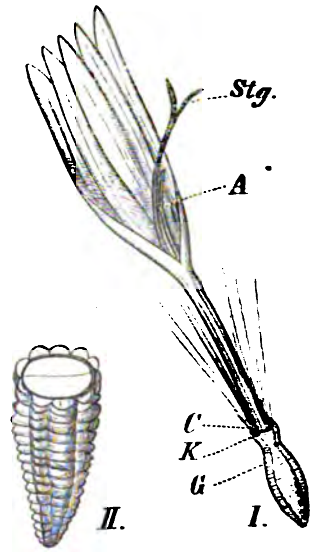


Fig. 7. (B. 505.)

Urospermum (Compositae) als Beispiel einer hochentwickelten dikotylen Blüthe. — I Blüthe vor der Befruchtung mit unterständigem Fruchtknoten G; II der letztere nach der Samenreife im unteren Querschnitt.

Auch auf dieser untersten Stufe entstehen alsbald, ohne im äusseren Ansehen viel Veränderungen zu gewinnen, complicirtere Verhältnisse, an welche die hier beigefügte (aus Göbel's Abhandlung, Bd. III, Th. I, pag. 275 wiederholte) Fig. 5 von einer jugendlichen weiblichen Tannenblüthe erinnern soll: trügen die mit d bezeichneten Deckschuppen die Samenknospen direct, so wäre die eben geschilderte höchst einfache Blüthenform auch hier vorhanden; dadurch aber, dass in ihrem Achselgrunde Deckschuppen (p) eingeschoben werden, welche erst ihrerseits die Samenknospen tragen, kommt schon ein complicirterer Zustand heraus.

Von diesem tande spiralständiger Fruchtblätter oder in
weiterem Fortschr r unfruchtbarer Blüthenblätter, welcher in der
»Morphologie« an te mit dem Namen »aphanocyklisch« belegt

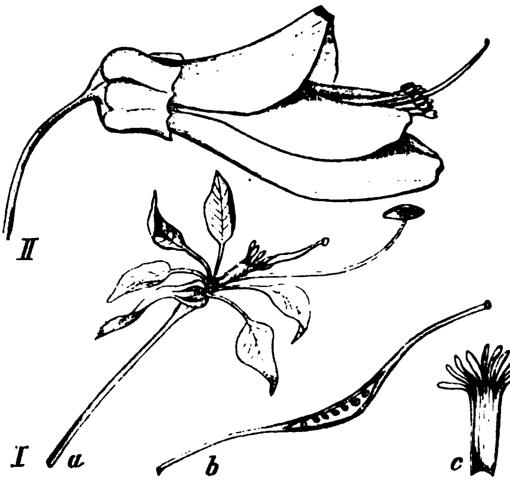
wurde,[1]) geht dann die Anordnung der Blüthen- und Sexual-Phyllome durch Mischung von Quirlen mit Wirteln hindurch zur richtigen alternirenden Quirlstellung, zu den sogenannten »cyklischen« Blüthen über.

Um sogleich anschaulich zu machen, zu welchen Umgestaltungen die Weiterentwicklung auf diesem Wege führt, ist zum Vergleich mit der einfachen Tannenblüthe in Figur 6 eine hohe Monokotyle diagrammatisch erläutert. Die Phyllome dieser Blüthe sind alle echt cyklisch und alle 5 Cyklen unter einander verwachsen, nämlich zunächst die beiden Kreise der Blüthenhüllblätter, dann die beiden Kreise der ♂ Staubblätter, welche wiederum eine trichterige Hülle am Grunde gebildet haben und mit dieser dem gemeinsamen Blumenrohre aufsitzen. Endlich ist auch der eine Kreis der Eiblätter unter sich verwachsen und bildet mit dem Sprossende, welches die ganzen Blüthenphyllome als Achse trägt, den unterständigen Fruchtknoten als unterstes Glied der Blüthe, obgleich der Kreis der Eiblätter (Ovarien) als innerster der Blüthe ursprünglich hoch über den vorhergegangenen steht. — Ein zweites durchaus anders erscheinendes Beispiel von hoch veränderter Blüthenbildung gegen den einfachen Urtypus liefert die in Fig. 7 dargestellte Einzelblüthe aus der Kopfinflorescenz einer Composite: Der unterständige Fruchtknoten ist auch hier zu finden; aus zwei Eiblättern gebildet, wie die zwei Narben (Stg.) auf der Griffelspitze beweisen, trägt derselbe aber doch nur eine Samenknospe in seiner Höhlung, welche sich zu einem grossen dikotylen Embryo (in II durchschnitten in dem mit Haken versehenen Achänium liegend) entwickelt. Der Kelch zeigt nichts mehr von seiner ursprünglichen Blattnatur und von der Zahl der angelegten Einzelorgane, sondern ist in einen Haarkranz von sehr nützlicher physiologischer Bedeutung für Verbreitung der Früchte aufgelöst; die Corolle ist in sich zu einem langen Rohr verwachsen, oberhalb einseitig aufgeschlitzt und zeigt in einer merkwürdigen zygomorphen Bildungsweise sämmtliche 5 Einzelblätter in einem aufgerollten Bande; die 5 Staubblätter stehen mit ihren Trägern unter sich frei in dem Corollentubus, aber haben die Antheren in ein neues gemeinsames Rohr verschmolzen, aus welchem der Griffel herausragt. Die Beispiele Fig. 6 und 7 sind in ihrer gesteigerten Umbildung aus dem morphologischen Blüthengrundplan der Art verschieden, dass bei *Hymenocallis* das Verwachsen je zweier auf einander folgender alternirender Cyklen eine höhere Umbildung als bei *Urospermum* bedeutet, während letztere Pflanze durch die Einsamigkeit eines aus 2 (statt der zu erwartenden Zahl von 5) Fruchtblättern bestehenden Fruchtknotens, durch die Umgestaltung des Kelches und einseitige Schlitzung der Corolle Umbildungen stärkerer Art vor *Hymenocallis* voraus hat.

Diese Beispiele werden am deutlichsten gezeigt haben, worauf es in der Frage nach der morphologischen Entwicklungshöhe einer Blüthe ankommt; einzelne allgemeine Bemerkungen sind noch hinzuzufügen. Von dem hier einzunehmenden Standpunkt aus erscheint eine spiroidische Blüthe mit unbestimmter Zahl von Gliedern in den Phyllomorganen, zumal wenn diese noch mit einander durch sanfte Uebergänge verbunden sind, als eine von niederer Bildung; so also z. B. die *Nymphaea*-Blüthe, sofern man die Petalen und Staminen durch Uebergangsbildungen verbunden in fortlaufender Spirale angeordnet betrachtet, aber es ist natürlich die Blüthe dann nur in dieser einen Hinsicht als niederer Bildung angehörig zu betrachten, während sie in vielen anderen hoher Bildung sein kann. Weitere Fortschritte würden dann herbeigeführt zunächst durch Auslöschung der Uebergangsphyllome von nicht scharfer Function, dann aber durch Reduction der unbestimmten Zahl von Gliedern auf eine ganz bestimmte, welche sich alsbald zur Quirlstellung ordnen werden. Das letztere ist in den Blüthen vieler Ranunculaceen zu bemerken, wenn man nämlich Gattungen wie *Trollius* mit *Anemone*, *Ranunculus* und *Aconitum* vergleicht: in derselben Ordnung hat man also zuweilen schon verschiedene Stufen neben einander. — Die Quirle oder Blüthenwirtel (Cyklen) selbst treten als insgesammt höhere Stufe auf, besonders dann, wenn ihre Zahl eine ganz bestimmte, die Anordnung der einzelnen Organe eine feststehende wird; das letztere ist am stärksten hervortretend in den zygomorphen Blüthen, bei denen mehr als irgendwo eine feste Orientirung zur Abstammungsachse Regel geworden ist. Dabei besonders treten Reductionen in den Gliedern einzelner Cyklen auf, welche scheinbar das sonst durchgeführte Alternanzgesetz stören, wie z. B. bei den Labiatifloren mit der Formel K(3:2) C(2:3) A0:2:2 G(2).[1] Auch dadurch können weiter fortentwickelte Zustände entstehen, dass Cyklen mit den sie tragenden Internodien vielleicht sogar ohne Aenderung der früheren Stellungsverhältnisse ausfallen, so dass aus in regelmässiger Alternanz gestellten Cyklen opponirte sich ableiten. Nägeli[2]) hält die höchsten Stufen der Entwicklungsreihen für erreicht, »wenn in der Blüthe die Quirlbildung vollständig und die Reduction am weitesten durchgeführt ist; wir müssten es als das nicht zu überschreitende Ende ansehen, wenn jedes qualitativ verschiedene und als nothwendig erscheinende Organ, nämlich Kelch (als Schutz der Blüthenknospe), Krone (zur Anziehung der Insekten), Staubgefässe und Stempel bloss je in einem einzigen Quirl vertreten und wenn dieser Quirl bis auf ein einziges Phyllom geschwunden wäre, was beim *Andröceum* und *Gynäceum* zuweilen der Fall ist«. —

---

[1]) Band I dieses »Handbuches«, pag. 711. — NÄGELI schlägt dafür das bezeichnendere Wort »spiroidisch« vor, ebenso an Stelle des Wortes »hemicyklisch« zur Bezeichnung der Uebergänge zwischen spiroidisch und cyklisch die Bezeichnung »spirocyklisch«; (a. a. O., pag. 496). Auch hier soll von dieser Bezeichnung Gebrauch gemacht werden.



(B. 506.) Fig. 8.

I a Blüthe von *Casparea porrecta* (Caesalpiniaceen); b das Ovarium allein, c die 9 verwachsenen und das Ovarium von oben deckenden Staminodien. II Blüthe von *Edwardsia grandiflora* (Papilionaceen, Tribus Sophoreen).

Dieses »nicht überschreitbare Ende« wird sich naturgemäss nur selten realisiren, nur in den durch hohen, fortgesetzten Zygomorphismus zum Abortus vieler Glieder desselben Cyklus befähigten Organen, wenn die verschiedenen Blüthencyklen neben einander fortbestehen sollen. Die nebenstehende Fig. 8 zeigt durch Vergleich von zwei verschiedenen Blüthenbildungen aus der Klasse der Leguminosen, in der insgesammt durch Reduction die Zahl der das Gynäceum bildenden Ovarien nur 1 beträgt, die Reduction des bicyklischen Andröceums A 5 + 5 auf ein einziges fruchtbares Glied; bei *Edwardsia* sind alle 10 Staminen fruchtbar vorhanden und im Gegensatz zu den übrigen Tribus der Papilionaceen-Ordnung, zu denen sie gehört, mit einander nicht verwachsen; die Staminalverwachsung bei allen zur deutschen Flora gehörigen Papilionaceen zeigt also im Vergleich mit *Edwardsia* eine höhere Entwicklung im Andröceum. In der Ordnung der Caesalpiniaceen aber werden häufig einzelne Glieder des letzteren unterdrückt, und bei der dargestellten Gattung *Casparea*, einer Verwandten der grösseren Gattung *Bauhinia*, reducirt sich das fruchtbare Andröceum auf ein einzelnes, mit den beiden untersten Petalen alternirendes Glied, weit aus der Blüthe vorgestreckt, während die 9 übrigen unfruchtbaren Glieder in der üblichen Verwachsung als ein kleiner Schirm das einzige Ovarium von oben decken. Reductionen in Kelch und Corolle auf eine gegen den phylogenetischen Typus sehr kleine Zahl sind dagegen viel seltener; am ehesten findet man noch Bildungen, wie sie Fig. 7 (pag. 242) von den Compositen darstellte, wo nämlich die 5 Glieder des Corollencyklus durch Verwachsung und Schlitzung die Functionen eines einzigen grösseren und für den Blüthenplan nützlich gestellten Gliedes zusammen erhalten.

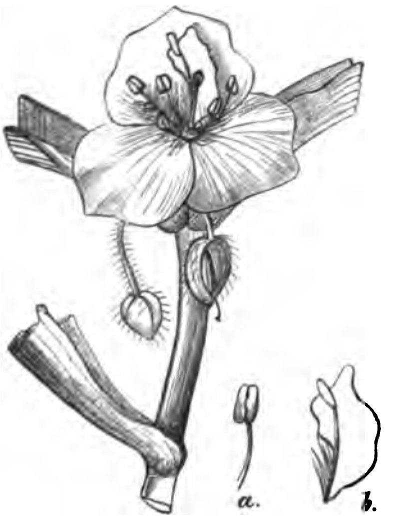
---

[1] Ueber die Methode dieser Blüthenformeln vergleiche das in der »Morphologie«, Bd. I., pag. 719 dieses »Handbuches« Gesagte.

[2] Abstammungslehre, pag. 501.

Es ist nothwendig, dass das nach den Regeln morphologischer Entwicklungshöhe zusammengestellte System viel einfacher und viel weniger lückenhaft erscheint, als das wirkliche phylogenetisch gewordene System ist. Denn in dem ersteren können sich Ordnungen wegen ihrer Aehnlichkeit des Baues als ganz nahe »verwandt« zusammengestellt finden, welche ihren ähnlichen Bau auf dem Wege ganz anderer Umformungen und von ganz verschiedenen Anfängen ausgehend erlangt haben. Für kein anderes Organ trifft dies vielleicht in höherem Maasse zu als für das Perianthium oder die Blüthenhülle, welche in der Gruppirung der Blüthenpflanzen als Merkmal ersten Ranges gilt. Die organographische Benennung der einzelnen Blüthen nach seiner Gegenwart, welche in der »Morphologie« in Bd. I. pag. 673 dieses »Handbuches« besprochen wurde, geht davon aus, dass gleiches Aussehen auch wohl gleichen Ursprung gehabt haben werde, oder vielmehr hat man bei dieser Benennungsweise früher gar nicht darüber nachgedacht, ob überall ein gleicher Ursprung vorauszusetzen wäre. Jetzt, bei dem Autbau eines morphologisch-entwicklungsgeschichtlichen Systemes, ist dies nothwendig; denn wenn wir im System Achlamydeen, Monochlamydeen, Dichlamydeen als morphologisch gleichgestellte Gruppen betrachten, so ist es nothwendig darauf einzugehen, wie sich der Besitz eines Perigons (bei den Monochlamydeen) oder der von Kelch und Corolle (bei den Dichlamydeen) zu den Blüthen ohne irgend ein Perianthium verhält.

Es liegen viele Thatsachen vor, welche zu der festen Annahme drängen, dass die Blätter der Corolle, die Petalen, zurückgebildete Staminen sind und also aus »Staminodien« ihren entwicklungsgeschichtlichen Ursprung genommen haben, die Kelchblätter, die Sepalen, dagegen aus emporgerückten »Hochblättern« entstanden sind. — Antholysen sind zur Deutung dieser Verhältnisse besonders lehrreich, weshalb zwei Beispiele dafür mitgetheilt werden mögen. Fig. 9 zeigt von einer monokotylen Pflanze, *Tradescantia* aus der Ordnung der Commelynaceen, eine nach dem Diagramm K 3 C 3 A 3 + 3 G (3) gebaute Blüthe; das eine Staubblatt aber, und zwar eins des inneren antipetalen Cyklus, ist in ein Organ von blumenblattartiger Form verwandelt, hat nur noch die eine (linke) Hälfte der Anthere und an dieser linken Seite auch noch die für die Staminen von *Tradescantia* charakteristischen Gliederhaare, während die rechte Hälfte gar nichts mehr vom Staminalcharakter zeigt.[1]) — In dieser Weise hat man sich wohl überhaupt die Entstehung der Blumenblätter aus Staminodien zu denken, und es ist nur noch daran zu erinnern, dass man in Blüthen wie von *Nymphaea* und *Nelumbium* die spiroidisch gestellten Petalen ganz allmählich in die fruchtbaren Staminen übergehen sieht: phylogenetisch hat man sich die Spirale umgekehrt zu construiren und hat also von den fruchtbaren Staminen die unfruchtbaren Staminodien, die petaloiden Staminodien und endlich die grossen Petalen in reiner Ausbildung abzuleiten. —



(B. 507.) Fig. 9.

Blüthenstand von *Traaescantia pilosa*, in dessen offener Blüthe neben 5 Staminen mit fruchtbarer Anthere (a) das sechste (b) in ein petaloides Staminodium umgewandelt ist.

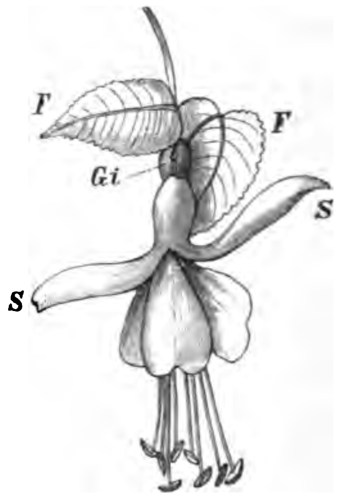


Fig. 10. (B. 508.)

Fuchsia-Blüthe. Von den in normalen Blüthen vorhandenen 4 Kelchblättern sind 2 (S S) vorhanden, die anderen beiden (FF) zu grossen grünen Laubblättern zurückgeschlagen, welche dem unfruchtbaren unterständigen Fruchtknoten (Gi) ansitzen.

Den anderen Fall zeigt Fig. 10 in einer Antholyse von *Fuchsia*. Diese, in ihrer regelmässigen Form nach der Formel K (4) C 4 A 4 + 4 G $(\overline{4})$ gebaute Blüthe mit hoch auf dem Rande des blumenkronartig gefärbten und röhrig verwachsenen Kelches stehenden Petalen zeigte die interessante Monstrosität, dass von den 4 in die Verwachsung des Kelchrohres eingehenden Sepalen zwei in der Gestalt normaler Laubblätter mit grüner Lamina in der Mitte des unterständigen (unfruchtbar gewordenen) Fruchtknotens entsprangen, während die beiden anderen Sepalen, in gewöhnlicher hochrother Farbe und zarter Textur ausgebildet, unter sich verwachsen das Kelchrohr allein bildeten und auf ihrem Rande den Cyklus der Petalen trugen. Der sonst als gleichmässiger Cyklus von 4 Gliedern auftretende Kelch war also in zwei gegenständig-gekreuzte Hälften K II + 2 aufgelöst, von denen das untere Gliederpaar II sich in nichts von den normalen gegenständig-gekreuzten Laubblättern unterschied, als durch seine Stellung an dem unterständigen Fruchtknoten, während sich das obere Gliederpaar 2 wiederum so verhielt, wie sonst der ganze Kelch. Hier liegt es also sehr nahe, die Auflösung des Kelches als einen Rückschlag auf alte phylogenetische Zustände zurück zu betrachten, und die Annahme, dass der viergliederige Kelch aus zwei opponirt-decussirten Bracteal-Cyklen durch Verwachsung erst unter sich zu 2 Paaren, und dann der Paare gegenseitig bis zur Verschmelzung in einen viergliedrigen Kreis entstanden gedacht werden müsse, erscheint zwingend, wenn man dieser Antholyse Bedeutung beilegen will. Und sicher verdienen Antholysen hohe Beachtung, nur sind nicht alle eindeutig, und die Auswahl der Antholysen zu Beispielen hängt zu leicht von der Absicht ab, welche der Auswahl zu Grunde liegt; aber eine grosse Menge von Antholysen ist thatsächlich der Anschauung günstig, dass petaloide Staminodien die Corolle und hochgerückte Bracteen mit weiterer Umgestaltung und häufiger Verwachsung den Kelch ursprünglich gebildet haben.

---

[1]) Aehnliche Missbildungen aus den Monokotylen s. z. B. bei HEINRICHER, Beiträge zur Pflanzenteratologie in den Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Classe Bd. 87, I. Abth. (1883) Taf. 1 Fig. 4 und 5.

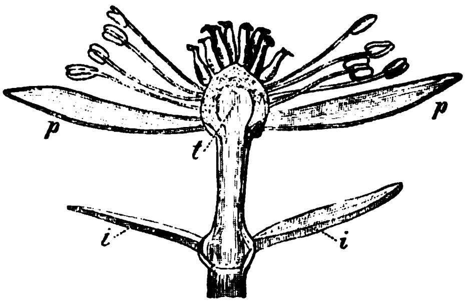


Fig 11. (B. 509.)
Längsschnitt durch die Blüthe von *Hepatica triloba*. ii Schnitte durch zwei der drei Involucralblätter unter der Blüthe, über deren Knoten der Blüthenstiel sich zu einem gestreckten Gliede erhebt, bevor er den Torus t ausbildet, welcher die Corolle p, die Staminen und Ovarien trägt.

Sollte sich dies in der Mehrzahl der natürlichen Ordnungen bei weiterer Prüfung bewahrheiten, so würde es sich empfehlen, nun auch mit möglichster Strenge den Ausdruck Corolle für petaloide Staminodien in weiterer Entwicklung und Umbildung, Kelch für Bractealbildungen zu gebrauchen, auch dann, wenn eine Blüthe nur eins von beiden besitzt. Ist z. B. das »Perigon« von *Daphne*, *Prôtea*, *Aristolochia* eine Corolle oder ein Kelch in diesem Sinne? — Ich betrachte für den jetzigen Zustand der Wissenschaft den Ausdruck »Perigon« als nützlich zur Bezeichnung der noch nicht genau in Hinsicht auf ihre Herkunft bekannten monochlamydeischen Blüthenhüllen, glaube aber wenigstens jetzt schon das »*Perianthium aequale*« oder Perigon der Mehrzahl der Monokotylen, wie Liliaceen, Amaryllideen, Dioscoreaceen, als» Corolle« im eben gebrauchten Sinne ansehen zu dürfen.

Die Ranunculaceen geben gute Beispiele für die Untersuchung über das Perianthium. Da sind z. B. die Anemonen Pflanzen, von denen KOCH's *Synopsis Florae germanicae* sagt: »*Calyx petaloideus, Corolla nulla*«; die neueren deutschen Floren folgen diesem Ausdrucke mehr oder weniger wörtlich; es war ja auch nach meinen eigenen Auseinandersetzungen in der Morphologie[1]) gebräuchlich, dann, wenn das Perianthium nur in einem Cyklus vorhanden ist, dasselbe als der Kelchabtheilung zugehörig zu betrachten und die Corolle als nicht entwickelt anzusehen. *Hepatica*, (s. Fig. 11), besitzt nun meistens ein »Perianthium« nach der Formel P $3 + 3$, dem dann A ∞ und G ∞ folgen. Die deutliche Anordnung des Perianthiums in zwei dreigliedrigen Cyklen ist hier glücklicher Weise nicht Veranlassung geworden, den äusseren Cyklus als »Kelch«, den inneren als »Corolle« anzusehen, obgleich es mit demselben Rechte hätte geschehen können, wie viele Autoren es bei *Lilium* und *Tulipa* gehandhabt haben, wo wir ebenfalls P $3 + 3$

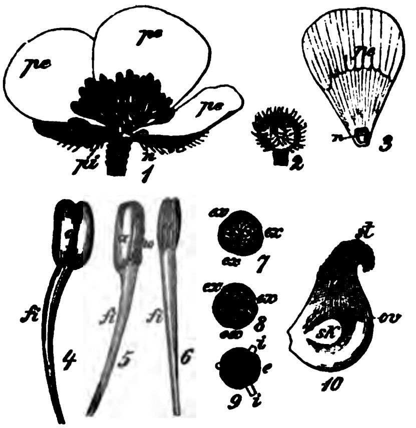
---

[1]) Bd. I dieses »Handbuches«, pag. 673.

finden; bei *Anemone* und *Hepatica* hat man wahrscheinlich desshalb, weil sich die 2 dreigliedrigen Cyklen des Perianthiums häufig in 1 fünfgliedrigen Cyklus umsetzen, das Perianthium immer als dasselbe gleichartiger Bildung angesehen. Ziemlich tief unterhalb des Perianthiums von *Hepatica* und vom Torus durch ein ziemlich langes Internodium getrennt finden sich in Alternanz mit dem äusseren Perianthium-Cyklus drei grüne Blättchen, ebenfalls einen dreigliedrigen Cyklus bildend und ganz vom Aussehen eines Kelches, sie werden nicht als solcher betrachtet, weil sie unterhalb des Torus und nicht an diesem, entspringen. Bei *Anemone* erscheinen diese drei kelchartigen Blättchen noch viel tiefer am Blüthenstengel, weit von der Blüthe getrennt, als grosse und vielfach zertheilte Laubblätter von unzweideutig demselben morphologischen Range.

In einer reichen Fülle von Blüthen beobachtete ich am häufigsten 6 Perianthiumblätter bei *Hepatica triloba*, selten 5, öfters 7, zuweilen sogar bis 11 oder 12. — Die äusserste Reihe bildete immer einen dreizähligen Cyklus und meistens folgten 3 mit diesem in Alternanz; war aber in dem zweiten Cyklus die Divergenz kleiner oder grösser, so schaltete sich entweder das 4. Glied ein oder es fehlte das 3: daher die gewöhnlichen Abweichungen von der Sechszahl. Eine achtblättrige Blüthe zeigte P 4 + 4; ebenso fanden sich neunblättrige Blüthen nach P 3 + 3 + 3 gebaut, wo aber die beiden inneren Cyklen zusammen die Lücken des ersten Cyklus ausfüllten.

Zum Vergleich diene die nebenstehende (aus Band I, pag. 3 dieses »Handbuches« entlehnte), Figur 12, welche eine dichlamydeische Ranunculaceen-Blüthe von *Ranunculus* selbst nach der Formel K5C5A∞G∞ zeigt. Sind nun die Perianthiumblätter von *Hepatica* phylogenetisch dem Kelch oder der Corolle von *Ranunculus* homolog? Um die Frage in der dem Beispiel angemessenen Kürze zu beantworten, sei an *Ficaria* erinnert, wo der Kelch mit K3 einsetzt. Dieser Blüthe finde ich *Hepatica*, und von dieser weiter zurückschliessend auch Anemone, entsprechend, und betrachte die drei »Hüllblätter« (i i in Figur 11), wenngleich sie auch durch ein längeres Internodium von dem Torus getrennt sind, als homolog dem *Ficaria*-Kelche; da es nicht gut wäre, wenn schon die unterhalb des



(B. 510.) Fig. 12.

Blüthenanalyse von *Ranunculus acer*: 1 Längsschnitt durch die Blüthe, se Sepalum, pe Petalum mit Nectardrüse n (siehe zugleich 3); Staminen und Ovarien im Innern; 2 Knospe; 4—9 Staminen und Pollen; 10 einzelnes Ovarium.

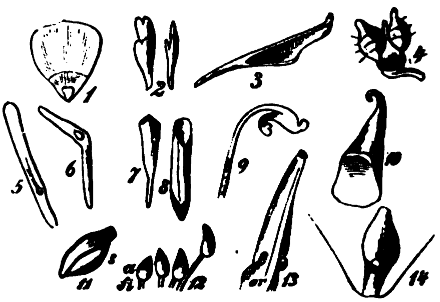


Fig. 13. (B. 511.)

Verschiedene Nectarien von Ranunculaceen: 1 *Ranunculus*, 2 *Eranthis*, 3 *Delphinium*, 4 *Nigella*, 5 *Trollius*, 6 *Myosurus*, 7—8 *Helleborus*, 9 *Aconitum*, 10 *Aquilegia*, 11 *Paeonia*, 12 (Staminodien) *Pulsatilla*, 13. *Caltha*, 14. Basis des Petalums mit Nectar bei *Ranunculus pyrenaeus*, stärker vergrössert.

Torus einer Einzelblüthe stehenden bracteenartigen Blatt-Cyklen den Namen »Kelch« erhielten, so mögen sie bei *Hepatica*, und bei *Anemone* mit vollstem Recht, weiter als »Involucralblätter« gelten und in den Blüthenformeln mit I bezeichnet werden; alsdann erkläre ich die *Hepatica*-Blüthe nach I3C3 + 3A∞G∞ gebaut, finde in dem Auftreten dieser Involucralblätter von *Anemone* zu *Hepatica* und von da zu *Ficaria* aufsteigend ein phylogenetisches Entwicklungsbeispiel für die Entstehung des Kelches aus der Hochblattregion, und muss wegen dieser geringen Entwicklungsstufe, auf dem der Kelch sich befindet, ebenso wie aus anderen Gründen die besprochenen Blüthen als tief im phylogenetischen System der Blüthenpflanzen stehend betrachten.

Wahrscheinlich auf der höchsten Entwicklungsstufe der Ranunculaceen-Blüthe steht *Ranunculus* und seine nächsten Verwandten; wir finden hier die Corolle zugleich mit Nectarien am Grunde versehen (Fig. 12, No. 3 und Fig. 13, No. 1 u. 14), die Funktion des Insektensignals und des Nectarbereitens also in demselben 5gliedrigen Cyklus vereinigt. Nicht so bei vielen anderen Gattungen derselben Ordnung, von denen die nebenstehende (aus Band I, pag. 102 dieses »Handbuches« entlehnte) Figur 13 eine Reihe der Nectarien veranschaulicht; oft sind dieselben — wie bei *Nigella*, *Helleborus* — krugförmig in grosser Zahl beisammen und werden aussen von einem meist fünfgliedrigen Perianthium-Cyklus umschlossen; seltener (bei *Aconitum*, Fig. 13, No. 9) sind nur wenige (2) von staminodialem Charakter vorhanden und haben eine durch den Zygomorphismus der Blüthe bestimmte Stellung; oder, wie bei *Aquilegia*, theilen sich zwei Cyklen der Corolle so, dass der innere petaloide Nectarien darstellt, der äussere reine Petalen ohne Nectarien. Ich halte nun alle Nectarien der Ranunculaceen für staminodiale Umbildungen aus ursprünglich fruchtbaren Staminen, welche allmählich petaloid werden, und endlich ganz in die Form der normalen Corolle übergehen; dass sich bei den Ranunculaceen häufig mehrere Sorten dieser Umbildungen neben einander finden, darf bei den polymeren Cyklen in dieser Ordnung nicht Wunder nehmen, aber sie für etwas der Anlage nach verschiedenes zu definiren, wie es überall in den Gattungsdiagnosen geschieht, halte ich für der Natur zuwider laufend, und nenne Nectarien und Perianthium in diesem Falle »Corolle.«

Ich verweise auf das weiter unten in Fig. 14 mitgetheilte Bild und Diagramm von *Eranthis hiemalis* als einer solchen Ranunculacee, wo wir neben einem aus 3 blattartigen Sepalen gebildeten und an *Hepatica* erinnernden Kelch eine Corolle C3 + 3 und polymere Nectarien finden. Ich will, weil die Corolle bei den Ranunculaceen in den zwei Formen der richtig entwickelten Petalen und der staminodialen Nectarien vorkommt, diese entweder scharf von einander getrennten oder. häufiger ganz allmählich in einander übergehenden Kreise als Cp für die eigentlichen Petalen und Cn für die Nectarien unterscheiden, dann sind danach die Blüthenformeln für einige bekannte Gattungen: *Atragene* KoCp 4 + Cn∞ A∞G∞; *Trollius* KoCp ∞ + Cn∞ A∞ G∞; Nigella Ko Cp5 + Cn∞A∞G(5); *Delphinium* und *Aconitum*) (↓)KoCp1:4+Cn2: (3 abortirende), A ∞ G1 bis 5; *Aquilegia* KoCp5 + Cn5A ∞ G5; *Adonis* und *Ranunculus* K5Cp+n5A∞G∞. Von den zuerst genannten bis zu den letzten Gattungen haben wir ungefähr eine morphologisch höher sich entwickelnde Reihe, indem die polycyklischen Phyllomorgane oligocyklisch werden und sich endlich auf eine durch Abortus ganz bestimmt beschränkte Zahl reduciren, endlich auch der Kelch zu der Corolle hinzutritt. Bei der hier getroffenen Erklärung fällt dann auch die Unnatürlichkeit fort, in Blüthen wie *Trollius* die in gleicher Spirale fortlaufenden gelben Blätter ausserhalb der Staminalcyklen dann, wenn sie breit sind, Kelch, und wenn sie schmal sind, Corolle zu nennen; will man einen Namensunterschied machen, so bezeichne man die äusseren als Petalen, die inneren als nectartragende Staminodien. — Weitere Einzelheiten gehören nicht hierher; dieses Beispiel zeigt aber, wie viel in den bekanntesten Ordnungen des Systems noch zu untersuchen und von neuem zu prüfen ist, und wie wenig man die von alter Zeit her überlieferten Gattungsdiagnosen ihrem innersten Wesen nach als vollendet und abgeschlossen betrachten darf. Hier liegt das Arbeitsfeld einer »natürlich« arbeitenden morphologischen Systematik, welche nie ohne Noth ihre Begriffsbestimmungen nach einem Schema ohne natürlichen Untergrund bilden darf.

Wenn also mit Recht dem Besitz und der endlichen Ausbildung von Kelch und Corolle hohe Bedeutung beigelegt werden muss, so ist dies dennoch nicht so ausschliesslich zu verstehen, als wenn alle Blüthen ohne eigenes Perianthium auf niederer Stufe ständen; wir finden in manchen Ordnungen noch wiederum eine neue Möglichkeit erfüllt, dass nämlich nach Unterdrückung des Perianthiums der einzelnen Blüthen die Hochblätter der ganzen Inflorescenz, oder rudimentäre an Stelle des Perianthiums getretene Drüsen und Discusbildungen die physiologischen Functionen des Blüthenschutzes und der Sicherung von Kreuzbefruchtung übernehmen. Kein schöneres Beispiel lässt sich von bekannten Pflanzen dafür geben als die Blüthenköpfe von *Euphorbia* (siehe spätere Figur), welche mit allen Eigenschaften kopfartig gehäufter, aber in sich aus Wickeln zusammengesetzter Inflorescenzen den Eindruck einer einzelnen Blüthe machen, weil die männl. Blüthe aus einem einzelnen gestielten Stamen, die weibl. Blüthe aus einem von kleiner gestielter Scheibe getragenen dreifächerigen Germen besteht. Wir haben unten Gelegenheit, diese — durch Reduction hoch entwickelte — Blüthe im Zusammenhange mit ihren Verwandten noch näher kennen zu lernen.

Die Vervollkommnung, d. h. die weitere Entfernung von dem ursprünglichen Charakter der Blüthenanlagen, für die Sexualorgane liegt in ihrer Stellung und in ihrem Bau, wobei ebenfalls stets die spiroidische Anordnung als einfachere, die cyklische als vervollkommnete anzusehen ist; von polymeren Gliedern zu oligomeren steigen die spiroidisch gestellten Sexualorgane auf, von polycyklischen zu monocyklischen und oligomeren die cyklisch gestellten Organe gleichen Geschlechtes. Während dies bei dem Andröceum an sich leicht verständlich und durchführbar ist, auch der Bau der Antheren nicht so verschiedenartige Vergleichsmomente bietet, verdient der Bau des Gynäceums auch noch abgesehen von der früher (Morphologie, Band I. pag. 729—738) betrachteten Verwachsung einer verschiedenen Zahl von Ovarien unter einander hinsichtlich der Placentation und der an den Placenten sitzenden Samenanlagen Würdigung. Während bei den apocarpen Ovarien die Stellung der Placenten sich von selbst als parietal versteht, treten höhere Combinationen im syncarpen Germen auf. Im einfachsten Falle sind auch hier die Placenten alle einfach parietal, Dissepimente nicht vorhanden; die gegen die Mitte, wie bei *Papaver* vorspringenden parietalen Placenten bezeichnen nun den ersten Schritt weiterer Umwandlung, die Placenten wie bei *Hypericum*, wo sich in der Mitte grosse nicht verwachsene Wülste mit den Samenknospen finden, den zweiten. Verwachsen nun die in der Mitte zusammenstossenden Placenten zu einer Mittelsäule, an der die vorgesprungenen Lamellen die Dissepimente bilden, so dass der mehrfächerige Fruchtknoten entsteht, so ist ein neuer Schritt gethan. Nun können endlich die vorgesprungenen Lamellen unterdrückt werden, und es entsteht wie bei Sileneen und Primulaceen die freie Centralplacente. Oder aber der Fruchtknoten wird durch Aufnahme in den Torus unterständig, die Dissepimente verschwinden sammt den zu ihnen gehörigen Samenknospen, deren Zahl endlich bis auf eine reducirt wird: so entsteht die ganz anders aussehende hohe Entwicklung von den Araliaceen zu den Umbelliferen und Compositen. Für den Bau der Samenknospen giebt

NÄGELI als leicht greifbare Entwicklungsstufen an: a.) Mangel von Integumenten *(Gemmulae* oder *Ovula nuda*, siehe Morphologie Bd. I. dieses Handbuches, pag. 680), b) Besitz von einem Integument; c) Besitz von zwei Integumenten; und zugleich als zweites Kriterium: a) Atropie (= Orthotropie), b) Campylotropie und c) Anatropie der Samenknospe (siehe Morphologie, pag. 741—743); Uebergänge zwischen diesen herausgegriffenen Stufen finden sich zahlreich.

Für die Entwicklungshöhe der Samen sind sowohl die Zustände, in welchen der Embryo als fertig von der Mutterpflanze entlassen wird, maassgebend, *(Embryo indivisus, microblastus, phylloblastus*: siehe Morphologie, pag. 747), als auch die Stellung der für die Charakterisirung der Blüthenpflanzen so wichtigen Cotyledonen. Nach letzteren bildet NÄGELI[1]) drei Stufen:

a) mehrere quirlständige Cotyledonen (Coniferen)
b) zwei gegenständige Cotyledonen mit schmaler Basis Dikotylen)
c) ein einziger Cotyledon mit scheidenförmiger Basis (Monokotylen.)

Ich setze die Begründung, der ich nichts hinzuzufügen habe, hinzu: »Es ist dies keineswegs ein Widerspruch mit der früheren Annahme, dass quirlständige Blätter phylogenetisch höher stehen als schraubenständige. Fünf einzelne Blätter erfahren einen Fortschritt, wenn sie zum Quirl sich vereinigen, und abermals einen Fortschritt, wenn sie durch Reduction auf zwei und auf eines sich vermindern. Ueberdem ist eine breite Anheftung seitlicher Organe als die vollkommenere zu betrachten, weil sie eine innigere Vereinigung anzeigt.« —

In den hier (pag. 235—250) betrachteten Vergleichsmomenten liegt der Angelpunkt zur Aufstellung eines morphologisch nach dem Princip sich stetig steigernder Fortentwicklung angeordneten natürlichen Systems, in dem die den einzelnen Rangstufen zugetheilten Ordnungen nicht etwa alle mit einander stammesverwandt zu sein brauchen; sie können im Gegentheil sowohl aus denselben, als aus verschiedenen Ursprüngen ihren Anlauf genommen haben, sind aber im Augenblick auf etwa gleicher Stufe morphologischer Entwicklung angelangt. Und weil es unmöglich ist, die phylogenetischen Reihen des Pflanzensystems rein zu entwirren, so mag es als Princip der natürlichen Systematik gelten, hinsichtlich der Anordnung für die einzelnen Sippen hohen Ranges die wahre Verwandtschaft durch das Angelangtsein auf gleicher morphologischer Entwicklungsstufe zu ersetzen und in diesem letzteren Sinne vergleichend zu arbeiten. Zu prüfen sind alle Stücke, und alle Beziehungen der Organe zu einander; aber nur diejenigen sind für die Sippen hohen Ranges (Ordnungen und Klassen) von Werth, welche unter allen Eindrücken, welche die Sippe zu erleiden hat, am zähesten festgehalten werden, und die Erfahrung hat im Anschluss an modernes Naturverständniss gelehrt, dass die Blüthenorganisation im Reich der Blüthenpflanzen auf die erste Beachtung Anspruch zu machen hat, sobald sie von den physiologisch leichter abänderlichen Momenten befreit ist; diese abändernden Dinge beziehen sich auf die Regelung sexueller Reproduction unter verschiedenen äusserlichen und leicht wechselnden Verhältnissen (Vorhandensein von Insecten zur Befruchtung u. dergl.). —

Der Arbeitsweg, den die Systematik einzuschlagen hat, ist, wie aus allen eben gegebenen Beispielen am deutlichsten hervorging, stets der der Vergleichung aller verwandten Pflanzen zu dem Zweck, die Homologien in den veränderten Organen herauszuerkennen. Die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Organe an der einzelnen Pflanze steht erst in zweiter Linie; oft vermag sie klärend zu wirken, in jedem Falle ist es werthvoll, die Natur der Organe einer einzelnen Pflanze so weit verfolgt und erkannt zu haben, als es auf diesem Wege möglich ist; aber erst die Vergleichung der Entwicklungsgeschichte an den Organen verschiedener verwandter Pflanzen erlaubt sichere Resultate für die Systematik zu ziehen, wie dieselbe überhaupt alle Ursache hat, die weit differenzirten und voll entwickelten Zustände aller Pflanzen für wichtiger zum Vergleich zu halten als die Jugendzustände. Um aber allerdings ein volles Naturverständniss herbeizuführen, ist die Entwicklungsgeschichte der Einzelwesen nicht zu entbehren; für dieses und speciell für die Morphologie ist es eben so wichtig zu wissen, dass die Embryonen der Angiospermen in ihrem jüngsten Stadium (als unbefruchtete Eizellen) einander gleich sind, als dass sie von dem Momente der Befruchtung an einen ganz nach Ordnungen verschiedenen Entwicklungslauf nehmen, der zu sehr stark verschieden gebauten Samen mit hoher Bedeutung für das natürliche System hinführt.

---

[1]) Abstammungslehre pag. 511.

Wenn es also auf diesem Wege möglich ist, der morphologischen Betrachtung der Phanerogamen eine neue, naturgemäss speculative Richtung abzugewinnen und dadurch in die so zahlreichen, in der »Morphologie der Phanerogamen« im ersten Bande dieses Handbuches mitgetheilten abgeleiteten Gestaltungsregeln ein phylogenetisch begründetes neues Princip hineinzulegen, so kann das nur auf dem Wege des reciproken Verhältnisses, welches zwischen Morphologie und Systematik besteht, einen Einfluss auf letztere ausüben. Es ist ja merkwürdig, wie diese beiden verschiedenen Auszweigungen derselben vergleichenden Richtung sich gegenseitig in ihren Resultaten unterstützen, so dass nur ein beiderseitig gleichzeitiger Fortschritt denkbar ist. Er zeigt sich in der alten Geschichte der Botanik und heute ebenso. Die Thatsache, dass die Blüthe sich jedem Naturbeobachter als etwas von gewöhnlichen mit Blättern besetzten Stengeln abweichend gestaltetes aufdrängt, liess Blüthenpflanzen und blüthenlose Pflanzen als grosse Haupt-Systemgruppen unterscheiden. Bei genauerer Betrachtung der Blüthen in der ersten Systemabtheilung ergab sich dann bald eine bessere Definition der Blüthe, als sie aus der ersten und rohen Naturbetrachtung abgeleitet war, indem man ihr Wesen als in den Sexualorganen liegend erkannte und den Besitz eines einzelnen oder weniger neben einander gestellter Staminen oder eines einzelnen Ovariums mit Stigma, ja auch schliesslich ohne letzteres aber wenigstens mit Samenknospen als für den Charakter einer »Blüthenpflanze« völlig ausreichend fand. Durch diese verschärfte Auffassung des morphologischen Blüthencharakters kamen etliche Pflanzen mit sehr versteckten und kleinen Staminen und Ovarien in die ihnen gebührende Stellung; gewisse Sporenpflanzen, von denen Characeen und Lycopodiaceen in einigen Systemen noch nach 1830 unter den Blüthenpflanzen sich umhertrieben, wurden aus dieser für sie ungehörigen Stellung entfernt.

Erst nachdem Blüthen- und Sporenpflanzen richtig von einander geschieden waren, konnte ein erneuter Fortschritt hinsichtlich der morphologischen Betrachtung ihrer Sexualorgane erfolgen, weil das Arbeitsmaterial richtig disponirt war. Man beobachtete die Regeln in den Stellungsverhältnissen und Verwachsungen, den inneren Bau der Staminen und Ovarien genauer, vervollkommnete ebenso die Kenntnisse der Verzweigung und Blattstellung, kurz man entwickelte jenes morphologische System, welches die Abhandlung über die Morphologie der Phanerogamen erläutert. Mit jedem Punkte, den man als betrachtungswürdig auffand, erweiterten sich die Handhaben zur Erkenntniss der natürlichen Verwandtschaft; denn man muss ja diejenigen Pflanzen als die am meisten »verwandten« betrachten, welche in allen denjenigen Merkmalen, welche die vergleichende Morphologie durch ihr mühsames Studium als am unveränderlichsten vererbbar erkannt hat, am meisten übereinstimmen. So giebt es endlich Controversen in der systematischen Stellung gewisser Pflanzen[1]), welche nur dadurch erklärlich sind, dass die Anschauungen über ihren morphologischen Aufbau von einander abweichen; sobald letzterer zwingend klar gelegt wäre, würde auch die Frage nach der systematischen Stellung erörtert sein; oder umgekehrt wüsste man genau, aus welchem Verwandtschaftskreise die zweifelhafte Pflanze abstammt, so würde die morphologische Zweideutigkeit dadurch eindeutig werden.

Es ist bereits oben pag. 203 hervorgehoben, dass das System der gegenwärtig lebenden Pflanzen schon desswegen nicht entfernt zu einem klaren Bilde der verwandtschaftlichen Verkettung führen kann, weil es von tiefgehenden Spalten und weiten Lücken durchzogen sein muss, wo nur gelegentlich einmal ein günstiger Zufall durch geeignete Erhaltung altgeologischer Stämme im guten fossilen Zustande aushelfend wirken kann. Da ausserdem die Abstammungstheorie zeigt, dass Uebergangsformen rasch verwischt werden und der neue Typus in seiner eigenen Weise sich entfalten muss, so fehlen uns auch für die geologisch jüngeren Sippen höheren Grades (Ordnungen, Tribus), welche vielleicht neben ihren Stammformen noch jetzt in der Vegetation der Erde als Concurrenten auftreten, die Verbindungsglieder in grösserer Zahl, oder sie lassen sich wenigstens nur selten sicher als solche nachweisen. Leichter gelingt dies mit Verbindungsgliedern zwischen jüngeren Sippen niederen Grades (Gattungen oder Gattungssectionen), sofern die sie umfassende Ordnung sich in einem weiten Florenreich vielgestaltig hat entwickeln können. Es ist also nach allem nur in diesen Sippen niederen Grades die Aufgabe der Ermittelung der »natürlichen Verwandtschaft,« beurtheilt aus den von der Morphologie gelehrten Gestaltungscharakteren, auch zugleich eine phylogenetische; und dies hängt damit zusammen, dass wir oben (pag. 214) den Ursprung der Arten und wirklich »natürlichen« Gattungen als monophyletisch abgeleitet haben.

Für die Sippen höheren Ranges, für welche nicht nur der Ursprung aus verwandten sehr ähnlichen Anfängen in ganz getrennten Florenreichen, sondern sogar ein Ursprung aus nur entfernter verwandten Stammformen als wahrscheinlich angenommen werden kann, oder endlich gar für die Sippen höchsten Ranges, welche vielleicht als Dikotylen und Monokotylen unabhängig von einander aus den höheren Pteridophyten oder einer ähnlichen älteren Klasse entstanden sind, für diese alle gelten daher die auch vor der Ausbildung der Abstammungslehre durch Darwin und seine Zeitgenossen gültig gewesenen systematischen Principien im Allgemeinen weiter, nur dass sie in ihrer Bedeutung jetzt richtiger erkannt und benutzt, vor Fehlgriffen leichter und sicherer bewahrt werden. Die Weiterentwicklung der jetzigen Systematik geschieht also im vollen Anschluss an die jetzt etwa ein Jahrhundert alten ersten gelungenen Versuche, das Pflanzenreich im Bilde eines natürlichen Systems darzustellen. Dieses »natürliche System« ist also zum Theil (in seinen niederen Sippen) wahrhaft natürlich, d. h. es stellt das aus gleichem Ursprung hervorgegangene unter gleiche Sippenbegriffe, wenn es auch schwer hält, die Grade der Stammesverwandtschaft in einer ihrer natürlichen Mannigfaltigkeit entsprechenden Form auszudrücken; in den Sippen höheren Ranges entspricht es seinem Namen nicht, entwickelt aber eine morphologische Stufenleiter, welche gestattet, Gruppen von gleichem oder nahe stehendem Entwicklungsgrade in Sippen zusammenzufassen, von welchen man annehmen kann, dass sie, wenn auch aus verschiedenem Ursprung herstammend, einen ähnlichen Entwicklungsgang durchlaufen haben.

---

[1]) Vergl. Das Beispiel von *Olinia capensis* in Band I, pag. 715 und 716 dieses »Handbuchs«.

Für die theoretische Betrachtung des jetzt erforschten »natürlichen Systems« ist nun durch die Abstammungslehre vollständig beseitigt jenes schwierige Kapitel der früheren allgemeinen Abhandlungen über »natürliche Verwandtschaft,« in dem erklärt werden sollte, wie man sich die mehr oder weniger morphologisch ähnlichen Gruppen als verbunden durch eine gewisse Verwandtschaft zu denken habe. Das Dogma der Constanz der Arten verhinderte ja völlig irgend eine gesunde Erklärung dafür und liess sehr verschiedene Einzelmeinungen über das System zu. Schleiden sprach sich so darüber aus, dass die Natur überhaupt gar kein System unserer wissenschaftlichen Betrachtung überliefert hätte, sondern nur Einzelwesen; erst wir Menschen trügen die Anordnung zu grösseren oder kleineren Gruppen in diese Masse von Einzelwesen hinein. Lindley betrachtete die Arten als gegeben, aber alle Gattungen und höheren Systemgruppen als rein künstlich; wenn man eine Gattung künstlich, die andere natürlich nannte, so sollte dies, meinte er, nur Ausdruck dafür sein, dass von allen den künstlichen Gruppen die eine etwas weniger künstlich wäre als die andere; alle diese und die höher hinauf gehenden Zusammenfassungen sollten nur mit Rücksicht auf die Arten unsere Anordnungen erleichtern. Fries betrachtete die Arten und Gattungen von der Natur so geordnet, nicht von uns als künstliche Sammelbegriffe gemacht; dagegen hielt auch er die Ordnungen für künstlich und als nur erfunden, um gewisse Principien auseinanderzusetzen und den Gattungen zur Erläuterung zu dienen.

Wir begreifen diese Ansichten jetzt sehr wohl und finden sogar den Auffassungen viel Richtiges zu Grunde liegend; dass den Arten und Gattungen ein so viel natürlicherer Werth beigelegt wurde, fällt zusammen mit der relativen Leichtigkeit, für die in diesem Range stehenden Sippen die monophyletische Abstammung abzuleiten, also sie als etwas wirklich der Natur abgelauscht im Blutsverwandtschafts-Verhältniss stehendes erklären zu können. Auch Schleiden hat in gewisser Weise Recht, wenn er nämlich unter »System« die Zerfällung des Pflanzenreichs in scharf umgrenzte Ordnungen, Gattungen, Arten meint. Versteht man aber darunter die Versuche, die Pflanzen überhaupt nur in verwandtschaftliche Gruppen zusammenzubringen unter Sippen aller Abstufungen, die ein idealer Stammbaum zeigt, so sind diese Versuche naturwissenschaftliche Arbeiten ersten Ranges, deren Stoff tief im innersten Wesen der organisirten Welt begründet liegt; nur die Form der Darstellung darf man beklagen und sie von uns in die Masse der Einzelwesen hineingetragen nennen, die Sache nicht. Es ist deshalb auch gar nicht die Rede davon, dass das natürliche System um seiner selbst willen praktischen Zwecken dienen, auf Leichtigkeit der Bestimmung einzelner Pflanzen in erster Linie Rücksicht nehmen und einem grossen Lexikon, zum Nachschlagen bestimmt, vergleichbar sein sollte; es handelt sich hier ganz allein um die Lösung einer der höchsten wissenschaftlichen Aufgaben, die der vergleichende Botaniker erst zu bearbeiten vermag, nachdem er aus dem Heere der Formen die Morphologie abgeleitet hat.

Praktische Zwecke haben selbstverständlich auch ihre Berechtigung, und um später zu den grösseren Aufgaben der reinen Wissenschaft vordringen zu können, muss Jeder durch praktische Schulung mit einem genügenden Formenkreise von Pflanzen bekannt geworden sein. Es lässt sich diese praktische Schulung nicht besser geben, als wenn die Masse der Pflanzen nach Heimat in grosse Haufen getheilt und dann nach irgend einem morphologischen Princip in kleinere Gruppen gebracht wird. Man kann die Pflanzen eines Florenreichs, eines politischen Reiches, einer Stadt, eines botanischen Gartens auswählen und sie so, wie es etwa LINNÉ's Sexualsystem thut, oder in irgend einer anderen präcisen Weise in grosse und kleine Gruppen zersplittern, die dazu führen, Pflanzensippen irgend welchen Grades (zumeist Gattungen und Arten) kennen zu lehren. Glücklicher Weise sind die Principien, welche die natürliche Systematik zu ihren Zielen verwendet, so schwer wiegend, und sie haben auf der anderen Seite noch so viel gemeinsames mit der auf anderem (»künstlichen«) Wege erzielten praktischen Pflanzenbestimmung, dass immer mehr das natürliche System auch zur Erfüllung der praktischen Lehrzwecke benutzt wird. Denn das darf man sich nicht verhehlen, dass von der »natürlichen Systematik« viel mehr die Principien im allgemeinen festgestellt und wissenschaftlich erörtert sind, als man sie in der Unzahl einzelner Fälle anwendet oder anwenden kann; die Uebergangsformen von einer Sippe zur anderen, die die natürlichen Brücken der Verwandtschaft (sowohl der gedachten als der wirklichen) bilden, sind noch immer der Systematik höchst unbequem in allen Fällen, wo sie ihre Erfahrungen in die knappen Formen der »unterscheidenden Merkmale« einkleiden will. Die formelle Darstellung der Wissenschaft kann letztere nicht entbehren, und bei der Untersuchung über die Zugehörigkeit einer Pflanze in diese oder jene Sippe werden viel häufiger die formellen Unterschiede dieser Sippen zu Rathe gezogen, als dass eine Neuuntersuchung von Grund aus darauf begründet würde. Dieser Schematismus, welcher der wissenschaftlichen Systematik jetzt fern sein sollte, erklärt sich aus der Schwierigkeit, gut geebnete Pfade zu verlassen und durch neu aufzusuchende zu ersetzen, zumal dann, wenn auch die neu gefundenen vielleicht keine allgemeine Wegsamkeit versprechen. Die Vielseitigkeit der Natur lässt sich eben nur begreifen und an jedem Beispiel von neuem bestätigt finden; aber sie verweigert eine wissenschaftlich genügende Darstellung.

§ 2. Der Werth der Sippenbegriffe subordinirten Ranges.

Die Resultate der Wissenschaft werden gewöhnlich nicht in der Weise mitgetheilt, wie sie gewonnen sind; was aus einer langen Reihe mühsamer Einzeluntersuchungen allmählich und zum Schluss als Gesammtüberblick abgeleitet werden kann, pflegt so mitgetheilt zu werden, als sei das Endresultat das sogleich Gewonnene und als seien die Einzeluntersuchungen nur nachträglich zum weiteren Ausbau desselben unternommen. So geschieht es auch mit der Mittheilung des natürlichen Systems in den Lehrbüchern: es werden die obersten Eintheilungen — Thallophyten, Bryophyten, Pteridophyten für die Sporenpflanzen, Gymnospermen und Angiospermen mit ihrer Zerfällung in Dikotylen und Monokotylen für die Blüthenpflanzen — voran gestellt, diese weiter zertheilt, die Theile wiederum, und so fort bis zu den Namen der Arten und ihrer Varietäten herab. Die Wissenschaft hat aber den entgegengesetzten Verlauf genommen, indem sie vom Begriff einer natürlichen Art ausgehend zu den Gattungen, Ordnungen, Klassen und Reichen emporstieg, stets das morphologisch Gleichartige verbindend und

---

[1] AGARD, Theoria systematis plantarum (1858) pag. 2.

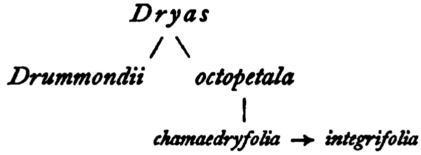
unter einem höheren Sippenbegriffe zusammenfassend. Dies ist nicht allein als wissenschaftliche Form für jede Classification das einzig correcte, sondern wir haben auch im ersten Theile dieser Abhandlung gesehen, dass es in der Natur begründet ist. Nur sieht man leicht ein, dass die Subordination der Sippenbegriffe im Verhältniss zur Naturwahrheit leicht zu gering ausfällt, indem nämlich viel zu viel coordinirt wird, was subordinirt werden sollte. Fassen wir z. B., indem wir das Beispiel von *Dryas* (pag. 213) weiter verfolgen, den Artbegriff so auf, dass der oben dargestellte gesammte Formenkreis zum Begriff der erweiterten Art *Dryas octopetala* gehört und dass er in die beiden Unterarten * *D. chamaedryfolia* und * *D. integrifolia* zerfällt, so erscheinen in dieser systematischen Darstellung beide Unterarten gleichwerthig. Wahrscheinlich sind sie es nicht, und ich will der Kürze wegen, um das Beispiel zu benützen, die Wahrscheinlichkeit als gewiss annehmen, dass *Dryas chamaedryfolia* in der Glacialperiode sehr weit continuirlich verbreitet mit derselben, ziemlich unveränderten Form sich auf den jetzt getrennten Hochgebirgssystemen — Pyrenäen, Alpen, Kaukasus, Altai, Ost-Asien, Felsengebirge — und zugleich im arktischen Florengebiet erhalten habe, dass aber an einer Stelle dieses jetzt lückenhaften Gesammtareals, und zwar an seinem nördlichen Rande im westlichen Amerika, eine neue Tochterform *D. integrifolia* aus der alten Stammform entstanden sei. In der Natur ist also vorhanden:

{ *Dryas chamaedryfolia*
|
D. integrifolia

Aus dem Grunde, weil die Artcharaktere bei beiden nicht in so hohem Grade abweichen, wie wir sie bei vielen anderen Arten abweichen sehen, betrachten einige Autoren die *D. integrifolia* als Varietät der anderen, und damit würden sie wiederum die phylogenetische Wahrheit treffen, wenn sie dann vielleicht die Hauptform *Dryas octopetala* nennen, und die Labradorpflanze *D. octopetala, var. integrifolia.* Andere betrachten beide als Arten und nennen die eine *D. octopetala,* die andere *D. integrifolia,* begehen damit den Fehler, beide Arten als coordinirt anzunehmen, während meiner Meinung nach die letztere phylogenetisch der ersteren subordinirt ist. Wenn wir nun aber die Charaktere beider *Dryas* hinsichtlich ihrer Gemeinsamkeit betrachten und im Verhältniss zu irgend einer dritten Art, z. B. *Dryas Drummondii* Rich., welche sich von den beiden ersteren gleichmässig verschiedenartig erweist, so erhalten wir ein complicirteres Bild, etwa so:

Dryas
/ \
Drummondii chamaedryfolia
|
integrifolia.

Dryas integrifolia und *chamaedryfolia* haben gemeinsame Charaktere jener dritten Art gegenüber; sie bestehen darin, dass beide weisse Blumen und lineare Kelchzipfel besitzen, während die gelben Blumen von *D. Drummondii* eiförmige Kelchzipfel zeigen; will man die Gemeinsamkeiten von *D. chamaedryfolia* und *integrifolia* gegenüber der *D. Drummondii* als solche hervorheben, so muss man sie beide der einen dritten als coordinirte Sippen gegenüberstellen. Aus der Abstraction davon entsteht eine ideale Art, welche wir *D. octopetala* nennen wollen; unter dieser *D. octopetala* unterscheiden wir dann zwei Unterarten, und machen also folgende Darstellung:



Dryas octopetala ist demnach eine ideale Species, welche zwei Unterarten umfasst und so dargestellt wird, als wenn es einstmals eine Stammform gegeben hätte, welche in die beiden Tochterarten **chamaedryfolia* und * *integrifolia* zerfallen wäre.

Es könnte ja nun Jemand diese letztere phylogenetische Ansicht haben; darüber lässt sich streiten; in vielen Fällen, besonders da, wo viele ähnliche und stammverwandte Arten und Unterarten zusammen wachsen, wird es gar nicht möglich sein, zwischen mehreren einander widersprechenden phylogenetischen Anschauungen über solche Unterarten zu entscheiden. Aber immer bleiben unbeirrt durch die über sie gehegten Anschauungen die Formen in ihrer Aehnlichkeit und gewissen Verschiedenheit bestehen und verlangen einen Ausdruck dafür; wir behelfen uns mit möglichst wenigen Sippenbegriffen, es den ausführlichen und wechselfähigen phylogenetischen Ableitungen in Stammbaumform überlassend, nähere Auskunft über die Subordination oder Coordination zu ertheilen. — Noch complicirter würde sich die Frage bei dem von Kerner entlehnten Beispiel der Section *Tubocytisus* (siehe der Stammbaum pag. 232) stellen; der Sectionsbegriff *Tubocytisus* erklärt sich als ein idealer von selbst, entspricht damit völlig den Sippenbegriffen von höherem Range, als ein Artcomplex ist, sofern nicht eben einmal eine Ordnung oder Gattung auf nur eine einzige Art beschränkt ist und sich demnach in allen Einzelheiten an dieses eine Vorbild zu halten hat. Aber die unter *Tubocytisus* zusammengefassten Arten sind lebend vorhanden, gelten als Arten bei den einen Autoren, als Arten und Unterarten bei den andern. Wenn aber die Systematik die Charaktere der hypothetischen Stammformen *Cytisus virescens* und *elongatus* entwerfen will, so hält sie sich an die jetzt mit diesem Namen belegten engeren Formenkreise vom Range einer Art, ohne die abgeleiteten Tochterformen mit in die Charakterisirung hineinzuziehen; will sie das letztere thun, so vervielfältigen sich die eben für nur zwei *Dryas*-Formen angedeuteten Schwierigkeiten. Was aber hier als Beispiel für Unterarten, Arten und eine Gattungssection berührt wurde, wiederholt sich in noch höherem Maasse bei den Sippen höheren Ranges; überall sieht man, dass es einerseits aus Mangel an positiven Kenntnissen in der Abstammung der jetzt lebenden Formenkreise, andererseits aus der Unmöglichkeit, in Sippenbegriffen mit einfacher Bezeichnung die Mannigfaltigkeit der durch die Abstammung entstandenen und von uns mit grösserer oder geringerer Wahrscheinlichkeit für die Richtigkeit wieder aufgefundenen Verwandtschaftslinien hineinzulegen, unmöglich ist, im Kleinen wie im Grossen das natürliche System zu einem adäquaten Ausdruck der Natur zu machen und Sippen von jedesmaligem richtigen Range zu construiren. — Es ist nun nach dieser allgemeinen Auseinandersetzung, die sich nur der Einfachheit wegen an die Sippen niedersten Ranges als an Beispiele hielt, die Subordination und der Begriff der in der Systematik allgemein gebräuchlichen Sippen eingehend zu betrachten. Diese Sippen bezeichne ich selbst als

Entwicklungsstufen *(Gradus)* oder Entwicklungsreiche *(Regiones)*.
- Abtheilungen *(Divisiones)*
  - Klassen (Ordnungsreihen, *Classes)*
    - Ordnungen (Familien, *Ordines)*
      - Ordnungsabtheilungen *(Tribus)*
        - Gattungen *(Genera)*
          - Gattungsabtheilungen *(Sectiones)*
            - Rotten *(Typi polymorphi)*
              - Arten *(Species)*
                - Spielarten *(Varietates)*.

Ausserdem kann jede Sippe noch eine weitere Abstufung durch den Zusatz von Unter- (Sub-) erhalten; es giebt also noch Unterklassen, Unterordnungen, Unterarten u. s. w. Von diesen vielen abgestuften Sippen sind die wichtigsten, d. h. diejenigen. auf welche die Praxis der natürlichen Systematik, die Phytographie, von jeher das grösste Gewicht gelegt hat, die Art-, Gattungs- und Ordnungsbegriffe, und diese sind jetzt einer eingehenden Betrachtung zu unterziehen. —

Der Artbegriff. — Es wird jetzt gewöhnlich in der schon von Schleiden oben angeführten Weise gesagt, nur die Individuen seien die realen Gegenstände der Betrachtung, schon der Begriff der niedersten festen Sippe, der einer einzelnen Abart in einem grösseren »Art«-Formenkreise, sei schwankend und durch nichts feststellbar. Ich glaube, es ist dies zu viel behauptet; wir können uns experimentell überzeugen, in welchem Maasse ein Schwanken der äusseren Form geschehen kann, ohne dass der Charakter einer einzelnen Sippe niedersten Ranges damit verloren geht. Wenn man die Samenkörner einer einzigen ganz gleichmässigen Ernte unter den verschiedensten äusseren Bedingungen, unter denen überhaupt noch ein Gedeihen der betreffenden Pflanze möglich ist, aussäet, so hat man den Erfolg vor Augen, den gemeinsamen Charakter durch Verschiedenheit der äusseren Einflüsse verdunkelt zu sehen; man weiss aber ganz genau, dass innerhalb aller dieser Variationen keine neue »Abart« entstanden ist, sondern dass alle Schwankungen der Form in diesem Falle individuell sind und erst in langen Generationsreihen vielleicht vererbungsfähig würden. So verdunkelt auch die Natur durch die Verschiedenheit der Bedingungen, in die sie die Abkommenschaft einer einheitlichen Sippe versetzt, die Gemeinsamkeit ihres Charakters, bis sie dann im Laufe langer Generationen vielleicht den vorhandenen Charakteren einen neuen eigenartigen Zug hinzufügt und dadurch eine neue Spielart erzeugt. In diesem Werdeprozess allerdings die Grenze zu finden und zu sagen: »Hier fängt eine eigene Spielart an«, stösst bekanntlich auf unlösbare Schwierigkeiten. Dennoch beobachten wir in der Mehrzahl der Fälle Formenkreise, welche in dem alten Sinne als »Arten«, vielleicht mit Hinzufügung einer grösseren oder kleineren Zahl von Spielarten, gelten müssen; wenn das nicht jetzt noch so wäre, so würde in der älteren Naturforschung, in der Botanik seit Aristoteles, gar nicht der fixe Begriff für »Art« entstanden sein; denn die Art erscheint als Ruhepunkt in der Weiterentwicklung der organischen Welt, gebildet durch conservative Anpassung, so leicht auch aus den Arten unter gewissen, aber längst nicht immer zutreffenden Bedingungen Spielarten hervorgehen können, welche unter divergenter Weiterentwicklung ihrer Charaktere neue Arten zu werden die Fähigkeit haben. Für uns liegt daher eine Beruhigung in der Thatsache, dass wir mit Recht die »Arten« in demselben Athemzuge variabel und auch wieder constant nennen dürfen: sie sind eben beides, nur mit der Einschränkung, dass die Fähigkeit, sich in neue Arten aufzulösen, keine unbeschränkte, sondern im Gegentheil durch die Wirkung der Kreuzbefruchtung am natürlichen Standorte und durch die Concurrenz der anderen Arten, welche die grosse Menge überhaupt möglicher Standorte sehr verringern, eine sehr beschränkte ist, und andererseits mit der Einschränkung, dass die Constanz nur eine zeitweilige ist.[1]) KERNER, mit dessen in der unten genannten Schrift geäusserten Meinung über die Art-Erkennung ich übereinstimme, legt daher die Grundlage des Artbegriffes in die Gleichförmigkeit, die Grundlage für die Sippen höheren Grades in die Aehnlichkeit verschiedenen Grades; er bezeichnet die Art als den »Inbegrift aller über ein bestimmtes Areal verbreiteten gleichförmigen und sich durch längere Zeit in der Mehrzahl ihrer Nachkommen gleichförmig erhaltenden Individuen«[2]); die Gleichförmigkeit erstreckt sich natürlich nur über die erblichen Merkmale und lässt die dem ontogenetischen Experimente zugänglichen ausser Acht.

Die systematische Schwierigkeit liegt nur in der Festsetzung der Gleichförmigkeit, oder der Festsetzung einer Grenze zwischen Spielarten, Unterarten und Arten; hier herrscht auch bei den selbständig arbeitenden Autoren eine Verschiedenheit, welche zeigt, dass eine allgemeine Uebereinkunft sich nicht erzielen lässt, auch wenn sie von der Theorie absähe und nur das Interesse der wissenschaftlichen Praxis im Auge haben würde. Halten wir uns sogleich an ein Beispiel, und zwar mag die *Dryas*, da sie durch Figur 1 erläutert ist, wiederum dazu dienen. Wir haben im Herbarium die grossblättrigen Formen von *Dryas chamaedryfolia* der asiatisch-europäischen Hochgebirge, daneben die kleine Form mit ganzrandigen und umgerollten Blättern von *D. integrifolia* aus Labrador; es hilft für die Praxis hier nicht die Ausrede, man müsse beide Formen an ihren natürlichen Standorten lebend vergleichen, bei der weiten Ausdehnung des *Dryas*-Areals ist es unmöglich. Die beiden Extreme unserer Figur eignen sich vortrefflich zur Diagnose von zwei Arten, die Unterschiede lassen sich knapp und deutlich ausdrücken; die Uebergänge zahlreicher Art, von denen einige gezeichnet sind, erschweren die Sache; die kleinblättrige lappländische Form mit klein gekerbten und schon herzförmig am Grunde gestalteten Blättern neigt der Labrador-Pflanze zu, doch würde immer der Artunterschied, gestützt auf die gekerbten Blätter der einen und die herzförmig-lanzettlichen der anderen mit ganzem, zurückgerollten Rande bestehen bleiben, wenn nicht die grossblättrigen Labrador-Pflanzen, wahrscheinlich an üppigerem Standorte gewachsen, am unteren nicht mehr stark zurückgerollten Rande ihrer grösseren Blätter einige Einkerbungen erhielten. Die Diagnose wird in ihrer Schärfe hinfällig.

Hier haben wir nun eine Frage, welche KERNER in einer hinsichtlich der Gesammtauffassung meisterhaften Schrift[3]) behandelt hat, in welcher ich aber mit der Fassung der Antwort verschiedener Meinung sein muss. »Was sollen wir thun,« sagt KERNER, »wenn wir in der freien Natur zwei oder mehrere durch äussere Merkmale verschiedene Pflanzentypen durch Uebergänge verbunden finden? Sollen wir in solchem Falle, oder dann, wenn uns durch Versuche bekannt ist, dass mehrere als verschieden erscheinende Gewächse unter gleiche äussere Verhältnisse gebracht, auch in allen ihren Merkmalen übereinstimmend werden, diese unter den Begriff einer Art zusammenfassen oder alle Pflanzentypen, welche sich unterscheiden, beschreiben und wiedererkennen lassen, als gleichberechtigte Arten hinstellen? Ich (KERNER) erkläre mich nun auf das entschiedenste für das letztere Verfahren und muss mich gegen die andere Methode schon aus dem Grunde aussprechen, weil mir die Erfahrung gelehrt hat, dass die Reihen von unterscheidbaren Formen, welche wir dann consequenter Weise zusammenfassen müssten, schliesslich so ausgedehnt und vielgliederig werden, dass am Ende aller Ende die Schilderung des gemeinschaftlichen Vorbildes, welches einer solchen Reihe zu Grunde liegt, eben nicht mehr die Beschreibung einer Art, das heisst nicht mehr die Angabe der Merkmale eines in der Natur durch wirklich vorhandene Gestalten repräsentirten Pflanzentypus ist, sondern zu einer durch Angabe mehrerer gemeinsamen Merkmale hervorgebrachten Vorstellung einer über der letzten systematischen Einheit oder Art stehenden Stufe, das ist also der Rotte wird. Indem wir aber diesen Standpunkt festhalten, müssen wir consequenterweise auch die Ideen der Artbeständigkeit fallen lassen und zugeben, dass ganze Reihen jener systematischen Einheiten, welche wir als Arten auffassen, unter vollständig gleiche Lebensbedingungen gebracht auch mit gleichen Merkmalen in Erscheinung treten könnten.« Diese Ansicht, von der ich nicht wüsste, dass KERNER bei seinen späteren floristischen Arbeiten von ihr abgewichen wäre, kann ich aus theoretischem und praktischem Grunde nicht theilen. Ich formulire daher in dem gegebenen Beispiel von *Dryas* aus den beiden Extremen die Unterarten (mit * als solche bezeichnet), gleichbedeutend mit stärksten Varietäten *Dryas* * *chamaedryfolia* und * *integrifolia*, und subordinire beide einer (so zu sagen) idealen Art *Dryas octopetala*, welche übrigens in der Natur in den Uebergangsformen selbst vorhanden ist und gewissermaassen zwischen den Charakteren beider Unterarten in der Mitte steht; ausserdem stehen dann die kleinblättrige Lappland-Pflanze und die mit anders geformten und gekerbten Blättern versehene osteuropäische Gebirgspflanze meiner Auffassung nach im Range schwacher Spielarten (Varietäten). — Welches sind nun die Gründe für eine derartige, von KERNER abweichende Auffassung?

---

[1]) Vergl. KERNER, Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden, pag. 48.

[2]) A. a. O., pag. 46.

[3]) Gute und schlechte Arten, Innsbruck 1866; pag. 46. (Abdruck aus der Oesterr. botan. Zeitschrift 1865).

Der Artbegriff, wie er seit alter Zeit in der Systemkunde traditionell geworden war, ist wirklich etwas sehr natürliches; er ist zu vertheidigen nicht der alten Tradition, sondern der ihm innewohnenden Natürlichkeit wegen, die sich im unbefangenen Natursinn des mit den Pflanzen verkehrenden und sie betrachtenden Volkes äussert. So ist es auch in früherer Zeit angesehen, wo man die Transmutationslehre noch nicht in ihrer Rückwirkung auf das System anwenden und darnach seine Entschlüsse fassen konnte. »Die Natur,« sagt PYRAME DE CANDOLLE 1819 in seiner Theorie élémentaire, »zeigt uns allerdings zunächst nur Individuen; dies ist wahr, aber man hat oft falsche Schlüsse daraus gezogen. Obgleich alle Eichen eines Waldes und alle Tauben eines Schlages nur Individuen sind, hat es jemals des geringsten Studiums bedurft, um zu erkennen, dass sich diese Individuen mehr unter einander gleichen als irgend einem der sie umgebenden Wesen? Bedarf es erst der Wissenschaft, um sich zu vergewissern, dass alle Eicheln dieser Eichen und die Eier dieser Tauben unter günstigen Umständen Wesen hervorbringen, die denen, die sie geschaffen, mehr ähneln als irgend einem andern? Aus diesen beiden populären Erfahrungen hat sich die Idee der Species abgeleitet. Man bezeichnet unter diesem Namen die Vielheit aller Individuen, welche sich unter einander mehr gleichen als den andern, und welche durch Wechselbefruchtung fruchtbare Individuen hervorbringen können.« Wir wissen jetzt schon lange, dass auch morphologisch verschiedene Arten fruchtbare Bastarde erzeugen können, und dürfen daher auf das Experiment der fruchtbaren Kreuzung den Artbegriff nicht stützen. Wir können daher »die grössere Aehnlichkeit unter einander« bis zum Begriff der »vollständigen Gleichförmigkeit unter gleichen äusseren Bedingungen« in enge Grenzen schliessen und dürfen das Species nennen. Würde dies gleichmässig durchgeführt, so liesse sich nichts dagegen sagen, wir erhielten dann als Inhalt unserer niedersten festen Sippe, an welche sich gewöhnlich ein fester Name anschliesst, einen morphologisch eng begrenzten Formenkreis. Der Lauf der Wissenschaft ist aber ein anderer gewesen; befangen unter dem Dogma ewiger Constanz der Arten erkannte die ältere Zeit die Varietäten an als Vorkommnisse, welche den Artcharakter trüben können; sie rechnete zu Varietäten besonders alle jene Formen, welche durch mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Uebergänge mit der als Hauptform betrachteten Art zusammenhingen oder nicht constante Merkmale besitzen sollten. Auf dieser Sachlage fand unsere neue Zeit, mit der Kritik der Abstammungslehre ausgerüstet, das System hinsichtlich der »Arten« vor; sie darf sehr wohl den Artbegriff enger fassen, muss aber dann diesen engen Begriff gleichmässig durch das ganze Pflanzenreich durchführen, da es eine innere Nothwendigkeit zu sein scheint, dass diejenigen phylogenetisch oder der Phylogenie nachgeahmten systematisch berechtigten Sippen, welche wir als Abstufungen der Verwandtschaft mit dem natürlichen Tact eines unbefangenen Beobachters herausgreifen, im ganzen Pflanzenreiche einen möglichst gleichmässigen Rang einnehmen. Es ist nun also nur noch die Frage: muss die neuere Zeit zur Erzielung weiteren wissenschaftlichen Fortschritts allgemein den Speciesbegriff so verengern, dass die geforderte Gleichförmigkeit im strengsten Sinne (unter gleichen äusseren Einwirkungen) erreicht wird? Hier glaube ich verneinen zu sollen, und Kerner's wie anderer Autoren Meinung zuwider bin ich selbst der Ansicht, dass für die Zwecke der Wissenschaft viel mehr durch die Möglichkeit erhöhter Abstufungen gesorgt wird. Eine solche Abstufung mehr stellt die Unterart vor; sie soll verwendet werden, wenn eine morphologisch fixe Art im gleichen oder getrennten Areal derartige Umbildungen erlitten hat, dass man die Herausbildung zweier oder mehrerer neuer fixen Arten gewissermaassen im letzten Zustande der Entwicklung sieht. Sind die Charaktere überhaupt noch sehr schwach, so genügt dafür der Begriff der Spielart; sind sie stark genug, um, in den Extremen verglichen für Artunterschiede nach dem herkömmlichen Gebrauch zu genügen, sind aber gleichzeitig Uebergangsformen da, um welcher willen man früher auf die verschiedenen Formen nur eine Abart begründet haben würde, so tritt die Unterart als neuer und stärkerer Sippenbegriff ein. Der Vorwurf gegen dies Verfahren, dass dadurch der Artbegriff nicht mehr in sondern über der letzten systematischen Einheit liegt, hat für die Form des Systems keine grosse Bedeutung. Wenn man z. B. *Cornus suecica* und *C. canadensis*, *Trientalis europaea* und *Tr. americana* als Repräsentativ-Unterarten je einer, früher beiden Erdtheilen gemeinsamen Stammform, welche *Cornus herbacea* und *Trientalis heptapetala* genannt werden möge, ansieht, so geschieht das zunächst aus der Unmöglichkeit, alle europäischen Formen von allen amerikanischen Formen der bezüglichen Arten zu unterscheiden. Denn könnte man das, so würde man sie eben unbedenklich als Repräsentativ-Arten ansehen. Man begründet also in diesen Fällen den Artbegriff doch nicht ideal über zwei in sich völlig verschiedenen Formen, sondern als Durchschnitt aus zwei einander vielfältig entsprechenden Formen. Bei der Mannigfaltigkeit der Individuen auch innerhalb einer eng begrenzten Sippe vom Unterart-Range giebt es auch in Amerika von *Trientalis* Individuen, welche sich kaum irgendwie von den europäischen unterscheiden lassen, und umgekehrt; es ist dies um so leichter möglich, als ja die Trennung beider Unterarten noch so jungen Alters ist, dass die gemeinsame Abstammung noch überall gleichartig wieder durchbrechen kann; trotzdem geht aber die Weiterentwicklung beider ihren divergenten Weg.

Schliesslich folgt schon aus den im ersten Theile gemachten Auseinandersetzungen über das ungleiche Alter der Arten überhaupt, dass dieses auch eine gewisse Freiheit der Zusammenfassungen in abgeschlossene Sippen nöthig macht, und diese Freiheit soll durch die beiden unter der Species subordinirten engeren Begriffe von Subspecies und Varietät erzielt werden. Dadurch wird praktisch an Uebersichtlichkeit des Systems gewonnen, es wird dadurch »natürlicher«; der ungleiche morphologische Werth desselben Sippenranges (wie der der »Art«) ist für die Verwendung dieser Sippen im wissenschaftlichen Gebrauch incorrect und lässt an ihrer natürlichen Auffassung zweifeln; eine zu enge Begrenzung des Artbegriffes ist — weil den Gesammtüberblick über das Pflanzenreich wie über irgend ein natürliches Florenreich oder Floren-Gebiet erschwerend — gefährlich und erhöht zu sehr die Schwierigkeiten, sich mit denjenigen Formcomplexen bekannt zu machen, welche es durch die Rolle, die sie in der Natur spielen, am ehesten nöthig machen.

Ohne hier etwa den oben gemachten Ausspruch widerrufen zu wollen, dass die Arten recht wohl in so fern zeitweilig constant zu nennen sind, als ihre Fähigkeit sich in neue aufzulösen, keine unbeschränkte ist, will ich doch hier darauf aufmerksam machen, dass die Variabilität auch bei den allgemein als ganz fest anerkannten Arten sehr gross ist. Es braucht durchaus nicht immer nur *Rosa, Rubus* und *Hieracium* in der mitteleuropäischen Flora als polymorph zu gelten, wenn auch bei ihnen besondere Verhältnisse statthaben; es bedarf nur eines Studiums bei anderen Arten, um die Bildung erster leichter Abarten zu sehen. Es mag hier auf eine lehrreiche Schrift von KIENITZ[1]) hingewiesen werden, aus welcher die Variabilität bei unseren Eichen, Ahornen, Tannen, Fichten und Kiefern gerade in den Punkten, die zur Bestimmung verwendet zu werden pflegen, nämlich in den Früchten, sehr anschaulich hervorgeht und zugleich durch physiologische Versuche auf ein anderes Gebiet anwendbar gemacht wird.

Auch von den Spielarten muss behauptet werden, dass dieselben ihre »sehr leichten« morphologischen Charaktere wahrscheinlich in vielen Fällen mit grosser Zähigkeit festhalten und also durchaus nicht etwas so leicht Entstehendes und Vergehendes sind, wie es auch noch nach Einführung der Descendenztheorie in die Wissenschaft vielfach angenommen wird. Ja wenn wir bei manchen »variabeln« Arten die Extreme in ihren Varietäten verfolgen, so will es oft scheinen, als wenn ihre morphologischen Charaktere nicht einmal sehr »leicht« wären; es erscheint wenigstens der Artbegriff, dem sie untergeordnet sind, dann durchaus nicht mehr als etwas »Gleichförmiges«.

Wollte man alle solche ausgesprochenen, aber durch die sanftesten Uebergänge mit einander verbundenen Variationen als Art aufstellen und von den Floristen verlangen, dass sie dieselben mit dem auch sonst in der formellen Systematik gebräuchlichen Zubehör kennen lernen und beobachten sollen, so verfiele man in den Fehler von A. Jordan[1], der auf die Erblichkeit und Unveränderlichkeit der Spielarten in der französischen Flora sich stützend dieselben als »Arten« auffasst, die früheren als Arten angesehenen Formenkreise spaltet und dabei die Hoffnung ausspricht, die Anzahl der Phanerogamen in der französischen Flora einst um das Zwölffache vermehren zu können. Grosse Freude für diejenigen, welche ihr sonst kleines Herbarium dadurch ebenfalls auf zwölffache Grösse heranwachsen sehen werden! Im Interesse der Wissenschaft ist aber zu verlangen, dass gerade die an Spielarten und Unterarten polymorpher Sippen gemachten Untersuchungen, weil dieselben fast die einzigen sind, welche sich nach dem heutigen Zustande der Wissenschaft mit phylogenetischer Methode anstellen und zur Beleuchtung der Abstammungslehre verwenden lassen, auch mit den Erklärungen und geographich wie morphologisch begründeten Deutungen nach eben dieser phylogenetischen Methode veröffentlicht werden, weil der Gegenstand, den sie behandeln, eigentlich nur in diesem Sinne wissenschaftlich von allgemeinem Werth ist.

---

[1]) Dr. M. KIENITZ, Ueber Formen und Abarten heimischer Waldbäume; Berlin (SPRINGER) 1879. 43 S. mit 4 Taf.

In solchen Fällen der Darstellung wird man kaum immer mit den unter der »Art« subordinirt gedachten Sippenbegriffen »Unterart« und »Spielart« ausreichen; ich nannte dieselben nur als letzte für die Darstellung des Systems geradezu unentbehrliche Sippenbegriffe. Man kann ja leicht z. B. mit Focke,[2] welcher die Unterarten »Racen« genannt sehen will[3] noch unter diesem Begriff folgende auf die grössere oder geringere Constanz begründete Zwischenstufen unterscheiden:

1. Abarten; dieselben sind in der Regel beständig, liefern aber von Zeit zu Zeit Rückschläge, deren Nachkommenschaft nicht zur Abart zurückkehrt; sie sind nicht in auffallender Weise von äusseren Verhältnissen abhängig. (Entspricht also etwa dem Begriff von »schwachen Unterarten« meiner Benennungsweise.)
2. Spielarten oder Schläge; dieselben sind bedingungsweise beständig, nämlich unter Voraussetzung gewisser äusserer Verhältnisse, also in einem bestimmten Boden oder Klima. Unter Umständen, die ihnen nicht zusagen, zeigen sie Neigung zur Rückkehr in die Stammform. (Entspricht dem in dieser Abhandlung für »Spielart« gebrauchten Sippenbegriff.)
3. Spielformen; sehr unbeständig, treten gelegentlich auf, bleiben aber in ihrer Nachkommenschaft veränderlich. (Ich würde dies »Stämme«, *Gentes* nennnen.)
4. Individuelle Abänderungen; ohne merkliche Neigung zur Vererbung. (Einzelpflanzen.)

Hierin sind also, da die individuellen Abänderungen der experimentell-physiologischen Behandlung fähig sind und daher nicht in die systematischen Sippen gehören, noch zwei Zwischensippen unter dem Namen von Abarten und Spielformen geschaffen. Auch sonst ist noch viel Beachtenswerthes in der genannten Schrift gesagt, auf das der geneigte Leser hingewiesen werden mag, und es scheint wichtig hervorzuheben, dass auch sie auf den Fehler aufmerksam macht, der darin liegt, dass man als zu den Eigenschaften einer Sippe vom Artrang die Constanz ihrer Charaktere, dagegen zu denen einer Sippe von Unterart- oder Spielart-Rang die Inconstanz ihrer geringeren Charaktere vielfach für nöthig hielt oder noch jetzt hält; es widerspricht diese letztere Meinung den Erfahrungen und der

---

[1] Remarques sur le fait de l'existence en société à l'état sauvage des espèces végétales affines. Lyon 1873.

[2] Dr. W. O. Focke, Ueber die Begriffe Species und Varietas im Pflanzenreiche. Jena 1875 (Abdruck aus der Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch.) 65 S.

[3] Mit »Race« verbindet Nägeli den Begriff der Culturform; ich selbst halte den Namen »Unterart« für sehr bequem.

Theorie, weil aus den Spielarten sich bei fortschreitender Divergenz der Charaktere die Arten herausbilden und also immer nur graduelle, nicht essentielle Unterschiede zwischen beiden Sippen vorhanden sein können.

Schliesslich muss jeder Systematiker, der an die specielle Bearbeitung irgend einer geographisch oder systematisch abgegrenzten Pflanzengruppe geht, nach sorgfältiger Ueberlegung seiner Principien für die Umgrenzung der Arten (möglichst in Uebereinstimmung mit der seit alter Zeit herrschenden Auffassung) dieselben weder blind noch starr anwenden wollen, sondern so, wie es die Naturforschung stets verlangt, den vielfach ungleichartigen Umständen nachgebend und mit ihnen rechnend. Damit entkräften sich von selbst viele Vorwürfe, die in den Schriften über »Species und Varietät« gegen alle Methoden der Abgrenzung, die überhaupt möglich sind um eine vernünftige Gleichförmigkeit in möglichstem Einklang mit der Naturwahrheit zu erzielen, erhoben werden; diese Kritiken fangen gewöhnlich an: »unter diesen Umständen ist das Verfahren sehr zweckmässig und tadelsfrei; aber wenn .....«; nun, für jene Fälle, die hinter dem »aber« oft nur in der Theorie erdichtet folgen, muss der Systematiker eben selbst eine Lösung bereit haben, welche besser ist als die, welche ihm im voraus zum Vorwurf gemacht wird. —

Werfen wir zum Schluss dieser Betrachtung über die Art-Abgrenzung noch die Frage nach den Charakteren auf, welche für sie verwendet werden sollen, so ergiebt sich die Antwort darauf von selbst aus der oben verlangten morphologischen Gleichförmigkeit der Artsippen. Jede beständige erhebliche Ungleichförmigkeit berechtigt zur Unterscheidung verwandter Artsippen, z. B. Blattform, Haarbildungen, Modificationen im Blüthenstand, die Proportionen der einzelnen Blüthentheile, selbst Blüthenfarbe und Blüthezeit. Absolute Grössenunterschiede allein berechtigen nicht einmal zur Unterscheidung von Spielarten, da sie dem physiologischen Experiment unterworfen sind und also in einer Generation umschlagen.

Der Gattungsbegriff. — Wie der Artbegriff so ist auch der Gattungsbegriff von der Volksbezeichnung hergeholt und unter allmählich verbesserter, d. h. gleichmässiger gemachter und wissenschaftlich erklärter Form in die Wissenschaft hineingetragen. Die Alpenbewohner kennen die Alpenrosen als Gattung und unterscheiden durch Zusätze die Art der Gattung, welche sie meinen; die in Deutschland fast allgemein verbreiteten Arten von *Vaccinium* werden, obgleich sie sehr verschiedene Namen führen, doch vom gewöhnlichen mit der Natur verkehrenden Volke als zu einander gehörig betrachtet, wenigstens gilt dies so für *Vaccinium Vitis Idaea, Myrtillus, uliginosum*; nur *V. Oxycoccos* wird für etwas anderes erklärt und hat auch mindestens den Rang einer eigenen Gattungssection. Die Heckenrose, Theerose, Moosrose und Centifolie gelten bei Jedem als »Rosen«; die wissenschaftliche und vulgär aufgefasste Gattung deckt sich hier völlig. In dieser Natürlichkeit liegt die feste Begründung des Sippenbegriffes »Gattung«, welchen sonst die wissenschaftliche Erklärung kaum populär machen könnte; es bedarf kaum noch dieser Erklärung, dass wir diejenigen »Arten« unter einer »Gattung« zusammenfassen, welche sich unter einander mehr als irgend welchen anderen Arten ähneln. Indem wir also die Arten zusammenfassen, steigen wir zu einer Sippe höheren Ranges empor, und es gelten für die Zusammenfassung der Arten zu Gattungen im Grunde alle jene Schwierigkeiten, welche beim Zusammenfassen der Individuen zu bestimmt abgegrenzten Arten geltend gemacht wurden; dieselben brauchen nicht wiederholt zu werden, und es ist selbstverständlich, dass der Boden der Naturwahrheit bei den Sippen dieses Grades schon deshalb sehr unter unseren Füssen schwindet, weil nunmehr an Stelle der »Gleichförmigkeit« das Princip der »grösseren Aehnlichkeit« tritt, und in diesem Punkte verschiedene Ansichten sich noch eher geltend machen können. Thatsächlich finde ich auch die Gattungen viel ungleicher im Pflanzensystem hergestellt als die Arten, vorzüglich wohl deshalb, weil in manchen einförmig gebauten Ordnungen geradezu eine Sucht sich geltend gemacht hat, nach einer Schablone eine grössere Anzahl von Gattungen zu unterscheiden, damit nicht einzelne derselben einen übermässigen Umfang erhielten. Und doch ist nichts natürlicher, als dass sehr ungleiche Mengen verschiedener Arten diese und jene Gattung zusammensetzen. Dazu kommt, dass man mit der einzelnen Art experimentiren kann; man kann die Uebergänge studiren, wie sie in der Natur wirklich vorkommen, man kann Abweichungen von der allgemeinen Gleichförmigkeit auf äussere Ursachen zurückführen oder sie als entstehende Unterarten erkennen. Verschiedene Gattungen bilden zwar auch, wie man sich systematisch ausdrückt, Uebergänge, aber dieselben liegen bei ihnen nicht mehr in den einzelnen Formen, sondern vielmehr in den aus einem grösseren Formen-Kreise abgeleiteten Charakteren. Bezüglich der letzteren ist aber sogleich an den alten Ausspruch Linnés zu erinnern: *Character non facit genus*, womit gesagt sein soll, dass die Gattungen im System etwa so aussehen sollen, wie sie in der Natur entwickelt zu denken sind. Und dieses hat man sich doch wohl so vorzustellen, dass, wie die Gleichförmigkeit die verschiedenen Individuen zu einer Art zusammenfasst, so die Gleichartigkeit des Grundtypus die verschiedenen Arten zu einer Gattung.

Bleiben wir einmal als Beispiel bei den deutschen Vaccinien stehen, welche als wohlbekannte Arten betrachtet werden dürfen; von der gewöhnlichen Heidelbeere (*V. Myrtillus*) ausgehend erkennt man in der Moorheidelbeere (*V. uliginosum*) sogleich die Schwesterform; sehr ungeübte Leute verwechseln ja beide, während der geübte Blick die Artverschiedenheit in allen Organen erkennt, an der Form der Blätter, welche bei *Myrtillus* klein gesägt, bei *uliginosum* ganzrandig sind, und eine ganz verschiedene Färbung besitzen, bei *V. uliginosum* blaugrün sind; die Aeste sind bei *Myrtillus* scharfkantig, bei *uliginosum* rund; die Blüthenstiele stehen bei *Myrtillus* einzeln zwischen den Blättern herabgebogen, bei *uliginosum* zu 2—3 gehäuft; die Corollen stellen bei *Myrtillus* rundliche, bei *uliginosum* längliche Krüge dar; die blauschwarzen Beeren von *Myrtillus* schmecken ganz anders als die hellblau bereiften Beeren von *uliginosum*; die Zeiten der Blattentwicklung, Blüthe und Fruchtreife, endlich das geographische Areal sind bei beiden ähnlich, aber verschieden. Durch den Vergleich dieser beiden Arten im Blick geschärft findet man nun unschwer in der Preisselbeere (*V. Vitis idaea*) die nächste verwandte Art; als immergrüner Halbstrauch mit lederartigen, unterseits punktirten Blättern, reichen endständigen Blüthentrauben und rothen Beeren genug abweichend lässt diese Art erkennen, dass sie von den beiden ersteren etwas mehr isolirt ist. Das beweist auch ein Unterschied im Blüthenbau: die Staminen der ersten beiden Arten haben auf dem oberen Rande zwei Hörner (ähnlich wie die Antheren von *Arbutus*, s. Bd. I, pag. 725, Fig. V A und B), *Vitis idaea* nicht. Der Begriff der Gattung *Vaccinium* hat also hiernach abzusehen von runden oder kantigen Aesten, vom Abfallen oder Stehenbleiben der Blätter, ihrer Randgestalt und ihren Punktdrüsen, von der Stellung der Blüthen, von den Antheren-Anhängseln und von der Farbe der Beeren, denn darin bewegen sich die Artcharaktere. Jede neu hinzukommende ähnliche Art wie die drei beschriebenen kann nun noch ein neues Stück zur Verwendung für den Gattungsbegriff rauben, wenn nicht, was daneben immer geschieht, ihre eigenen Charaktere sich in den schon für die einzelnen Arten zurückbehaltenen Merkmalen allein bewegen. So macht das nordamerikanische *V. stamineum* auch den Bau des Gynäceums unzuverlässig für den Gattungsbegriff, indem es ein zehnfächeriges Germen durch falsche Dissepimentbildung (s. Morphologie in Bd. I, pag. 736—737) erhält, die deutschen Arten aber keine falschen Dissepimente entwickeln und also nur 4 oder 5 Fächer im Germen zeigen; dagegen bewegt sich das ebenfalls nordamerikanische *V. caespitosum* vollständig in den von unserem *V. Myrtillus* und *uliginosum* für die Artunterscheidung frei gelassenen Merkmalen, indem es die Blattform und die einzelnen Blüthen von *V. Myrtillus* mit der lang gestreckten Corollenform von *V. uliginosum* vereinigt. Bis hierher findet sich das natürliche Gefühl mit der Zuzählung aller dieser Pflanzen zu einer »natürlichen Gattung« im Einverständniss; gestört wird dasselbe erst durch Hinzutreten unserer nordischen Sumpfheidelbeere (*Vaccinium Oxycoccos*); der kriechende, krautartige Wuchs mit langhingestreckten Aesten will nicht recht zu den aufrechten Halbsträuchern passen, doch sind die Blätter immergrün wie bei *Vitis idaea;* die Blüthen stehen zu 2—3 beisammen auf langen Stielen, hängen über und zeigen eine tief viertheilige radförmige Corolle, stimmen in den Antheren wiederum mit *Vitis idaea* und entwickeln auch dieser ähnliche, aber sehr grosse und daher an den dünnen Stielen herabgebogene Beeren.

Hier sagt das Naturgefühl, die Grenze einer natürlichen Gattung werde überschritten; hier sei nicht mehr die Gleichartigkeit im Grundtypus vorhanden. Es hat das manche Systematiker bestimmt, die letztere Pflanze als eigene Gattung (*Oxycoccos* oder *Schollera*) von *Vaccinium* abzutrennen, und diese handeln also nach dem Naturgefühl und nach der sehr weisen Ueberlegung: dass die Gattungen charakterlos werden, wenn man nicht zusammengehörige Arten in ihnen vereinigt. Dennoch, wie wir oben auch *Dryas integrifolia* mit *chamaedryfolia* in einem Speciesbegriff als Unterarten liessen, lässt sich hier ein ähnliches Verfahren rechtfertigen, wenn alle *Vaccinium*-Arten oder *Vaccinium*-ähnliche Pflanzen mit einander verglichen werden. Man hilft sich hier mit dem Sippenbegriff des *Subgenus*, der Untergattung, damit die höhere Gattungseinheit nicht sogleich verloren gehe; *Oxycoccos* stellt eine Untergattung dar gegenüber den übrigen drei deutschen Arten; die letzteren zerfallen in zwei Sectionen: *Vitis idaea* für die eine, und *Myrtillus* für die anderen beiden Arten.

Es ist an diesem Beispiel besser, als wenn es sich nicht um einen einzelnen Fall gehandelt hätte, der Gattungsbegriff und die für die praktische Systematik in ihm entstehende Schwierigkeit erläutert; was letztere anbelangt, so sieht man leicht ein, dass die theoretischen Kenntnisse in der Abstammungslehre, die hinsichtlich der Artsippen noch praktische Erfolge haben können, hier nicht mehr ausschlaggebend einwirken können; sie selbst hängen im Gegentheil in den Einzelfällen von den systematischen Darstellungen ab und werden dadurch im voraus beeinflusst. Die Bildung kleinerer Sippenbegriffe unter dem grösseren Gattungsbegriff, also wenigstens Untergattung und Section, erweist sich ebenso nützlich als nothwendig und theoretisch richtig; es ist nur noch nicht von dem Begriff des »Typus polymorphus« oder der »Rotte« die Rede gewesen. Hiermit bezeichne ich eine Mehrzahl sehr nahe verwandter Arten, welche, obgleich sie als einzelne Arten Anerkennung verdienen, doch unter sich so nahe zusammenhängen, als wenn sie noch eine einzige sehr grosse, aber nicht mehr gleichförmige Art bildeten. Arten, welche ganz allein für sich dastehen, haben also keine Rotten mit anderen Arten zu bilden, wie ja auch Sectionen, Untergattungen oder Gattungen selbst auf nur einer einzigen Art beruhen können.

Die Himbeere und Brombeere mögen als Beispiel aus der deutschen Flora hier eintreten; die Himbeere (*Rubus idaeus*) stellt eine gut umgrenzte Art bei uns dar, die Brombeeren sind bekanntlich nach den neueren Untersuchungen in eine Fülle von Arten (resp. Unterarten) getheilt. Sie sind aber alle wenigstens so nahe verwandt, dass man aus ihnen eine Rotte bilden darf, welche irgend einen Namen (vielleicht *Rubus fruticosus*) tragen kann. Ueber die Benennung der Rotten überhaupt siehe unten im Abschnitt II.

Etwas enger ist der Begriff »*Typus polymorphus*«, den ich zur wissenschaftlichen Bezeichnung des Ausdrucks »Rotte« verwende, von Engler in der Monographie von *Saxifraga* angewandt, und dort entspricht er etwa dem Begriff einer grösseren Sammelart, welche in sich gut geschiedene Unterarten und Varietäten vereinigt; also ungefähr dem, was ich im Beispiele nach Vereinigung von *Dryas chamaedryfolia* und *D. integrifolia* mit *D. octopetala* bezeichnet habe. — Man darf nicht erwarten, dass da, wo innere Nothwendigkeit zu gleichem Formausdruck nicht vorliegt, sich rasch eine Uebereinstimmung in den Bezeichnungen erzielen lasse; Jeder ist aber in seiner

Weise bemüht, die Natur möglichst gut zum Ausdruck zu bringen. Und wenn eine strenge Einheit bei allen Autoren hier bestände, so könnte leicht die Freiheit, die in der Natur herrscht und sich schwer in die conventionellen engen Formen zwingen lässt, vergessen werden.

Wenn es schon als schwierig betrachtet werden musste, auch nur einigermaassen im gleichen systematischen Werthe die als Arten, resp. Unterarten bezeichneten Sippen von einander auf Grund der Gleichförmigkeits-Prüfung abzugrenzen, so sind die Schwierigkeiten innerhalb der Gattung und ihrer Abstufungen noch sehr viel grösser, wozu als Beispiel schon die *Vaccinium*-Arten dienen konnten. Wie soll man die Abstufungen verschiedenen verwandtschaftlichen Grades zum Ausdruck bringen, die sich dem scharfsichtigen Untersucher irgend einer grösseren Sippe enthüllen? Welche davon stellen die von einander getrennten Gattungen dar, welche nur die Sectionen einer Gattung? Es ist auch hier wiederum nur möglich, ein durch die Lücken im System von selbst gebotenes Maass, nach der natürlichen Auffassung des Gattungsbegriffes geregelt, durchzuführen und da, wo dieses Maass nicht erreicht ist, den Sectionsbegriff eintreten zu lassen; ist aber das Maass nach der natürlichen Auffassung erfüllt, steht nur noch der Abtrennung der Gattungen von einander als ein sachlicher und formeller Grund entgegen, dass zahlreiche Uebergänge in den gewählten Charakteren der einen oder anderen Artenrotte anhaften, so bleibt immer noch — ähnlich wie beim Artbegriff — die »Untergattung«, das Subgenus, als praktischer und von der Natur gebotener Ausweg übrig.

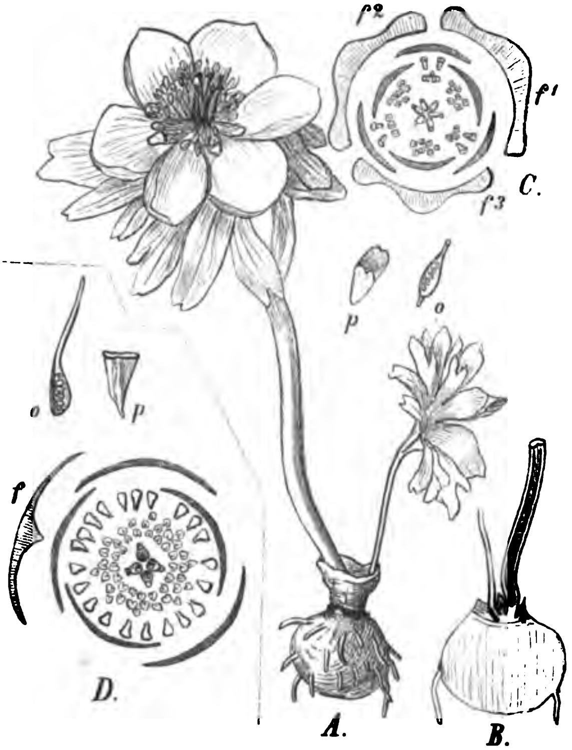
Eine bedeutungsvolle Regel ist für die Aufstellung der Gattungen schon von P. DE CANDOLLE[1]) angegeben; sie ist in den meisten Ordnungen älterer Bearbeitung durchgeführt und kann, mit Maass und Umsicht in den Naturverhältnissen angewendet, viel Nutzen stiften. Es sollen sich nämlich die Charaktere der einzelnen Gattungen auf Merkmale von unter sich gleichem Werthe stützen; wenn demnach in einer Ordnung ein Merkmal dazu benutzt ist, um eine Reihe von Gattungen abzugrenzen, so muss es auch diese Bedeutung in analogen Fällen beibehalten, indem man aus einer hinsichtlich dieses einen Merkmals ungleichförmigen Gattung diejenigen Arten ausscheidet, welche darin ungleichförmig sind; oder anderseits, wenn man diese in jener Gattung belassen will, muss man den besagten Charakter nicht für eine Stütze generischer Abtrennungen erklären. Entweder also sagt man, der »*Pappus plumosus*« oder »*Pappus pilosus*« (mit welchem Namen der auf dem *Germen inferum* stehende Haarkranz vom morphologischen Range des Kelches, bestehend aus einfachen oder federig zusammengesetzten Haarborsten, bezeichnet wird, siehe Fig. 7, pag. 242) sei schon für sich allein Grund zur Unterscheidung der Gattungen in einzelnen Tribus der Compositen (wie z. B. bei den Distel-Gattungen *Carduus* und *Cirsium*, und alsdann dürfen in dieser Tribus keine Gattungen mit haarigem und federigem Pappus zugleich enthalten sein; oder das letztere ist gestattet, dann ist aber auch der *Pappus plumosus* oder *pilosus* als einzige Gattungsunterscheidung hinfällig. Sehr unrecht würde natürlich eine Uebertreibung dieser Regel sein, derart, dass man die Abtrennungen in der einen Ordnung nach denen einer ganz anderen modelliren wollte: was als Gattungscharakter in der einen von Werth ist, ist es längst nicht überall, und das, was Werth hat, ist in jedem einzelnen Falle zu prüfen.

Die Blüthenfarbe ist in den meisten Ordnungen ein Charakter von untergeordnetem Werth; dass gelbe, rothe und weisse Rosen (keine blaue!) untermischt in der Gattung *Rosa* vorkommen, ist nicht befremdend. Dagegen sind die natürlichen Gattungen der *Umbelliferen* und vieler *Cruciferen* fast scharf nach dem Auftreten von weisser oder gelber Blüthenfarbe geschieden.

---

[1]) Théorie élémentaire de la Botanique, pag. 218.

Aber dem oben ausgesprochenen Grundsatze zufolge, dass die Gattungen ebenfalls in der Natur begründet liegen sollen, wird selten überhaupt ein einzelnes Merkmal im Stande sein, Gattungen von einander zu scheiden, wenn auch oft ein hervorragender einzelner Charakter in den kurz gefassten Diagnosen hervortritt.



(B. 512.) Fig. 14.

A—C *Eranthis hiemalis:* A blühende Pflanze in nat. Grösse; B die Knolle mit dem hohlen Blüthenstengel und dem Blattstiel im Längsschnitt, zwischen beiden die Knospe für das nächste Jahr. C das Diagramm der Blüthe mit den drei den Kelch ersetzenden Involucralblättern f^1—f^3, vor jedem der äusseren Corollenblätter je zwei petaloide Nectarien (umgewandelte Staminodien), deren eins unter p etwas vergrössert dargestellt ist; im Centrum die Ovarien G 3 + 3, deren eins o im vergrösserten Längsschnitt zeigt. — D Diagramm der Blüthe von *Helleborus caucasicus* mit dem Laub-Vorblatt f über dem dritten Sepalum, auf die 5 spiralig gestellten Kelchblätter folgt sogleich ein Kranz petaloider Nectarien, deren eins in p neben einem einzelnen Ovarium o im Längsschnitt dargestellt ist.

Es bleibt noch die Frage zu erörtern, von welchen Organen überhaupt die Merkmale zur Unterscheidung von Gattungen herzuholen die Natur der Sache verlangt. In dieser Beziehung steht die systematische Botanik unzweifelhaft auf einem unnatürlichen Standpunkte, wenn sie im Anschluss an den Gebrauch Linné's den Blüthen- oder Fruchtmerkmalen ausschliesslich Werth zur generischen Unterscheidung beilegt. Im Allgemeinen sind zwar die Erfahrungen, dass in ihnen die grösseste Constanz, also das grösste Maass der Vererbungsnothwendigkeit und die Hauptmasse der in langen Generationen erworbenen Eigenschaften enthalten sei, vollkommen unanfechtbar, und sie sind auch kürzlich von Nägeli[1]) theoretisch erörtert und erklärlich gefunden. Es ist deswegen von vornherein richtig, ihnen den Hauptwerth für die Ordnungen zuzuerkennen. Ob die leichteren, vielfach auch erst mit grosser Mühe gesuchten Blüthencharaktere zur Unterscheidung der Gattungen an sich höheren Ranges sind als andere Merkmale in der Sprossfolge und Biologie der Vegetationsorgane, ist sehr unwahrscheinlich; dass man letzteren im vorigen Jahrhundert noch keinen grossen Werth beilegen konnte, ist auf den damaligen Zustand der höheren Morphologie zurückzuführen: man konnte vielfach die Unterschiede, welche man sah, nicht richtig ausdrücken, und bediente sich zu ihrer Schilderung einiger Umschreibungen im »Habitus«. Gegenwärtig ist das ganz anders geworden, und es können unzweifelhaft die in der »Morphologie« (Bd. I., pag. 639—646 und pag. 661—668) genannten Merkmale zur Unterscheidung von Gattungen verwendet werden, mit oder ohne gleichzeitige Blüthenmerkmale.

---

[1]) Theorie d. Abstammungslehre, pag. 515.

In der Regel werden zwar, weil ja überhaupt natürliche Gattungen sich in allen Organen in geringfügigerem Maasse zu unterscheiden pflegen, vegetative und reproductive Unterschiede sich decken. So kommt es, dass viele natürliche Gattungen nur einen schwachen Charakter im formellen Ausdruck des Systems besitzen, weil man dem angegebenen Principe folgend die minder stark ausgeprägte Eigenartigkeit der Blüthe in den Büchern betont und erst in der ausführlicheren Beschreibung die stärkere Eigenthümlichkeit der Vegetationsorgane hinzufügt.

Es diene als Beispiel die nebenstehend (Figur 14) abgebildete Pflanze der mitteleuropäischen Flora, welche Linné zu der anderweit wohlbekannten Gattung *Helleborus* der Ranunculaceen zählte und sie demnach als wohlumgrenzte Art *H. hiemalis* nannte. Unzweifelhaft ist der abweichende »Habitus« die erste Veranlassung zu ihrer Abtrennung gewesen, welche Salisbury vollzog, indem er auf sie die Gattung *Eranthis* begründete. Es wird nun in den beschreibenden Büchern angegeben: *Eranthis* unterscheidet sich von *Helleborus* sehr deutlich durch die abfällige Blüthe und die langgestielten Balgkapseln, in welchen die Samen in eine einfache und nicht in eine Doppelreihe gestellt sind. Erst in den Speciesbeschreibungen ist von der Knolle, welche einen einblüthigen Schaft und Hüllblätter unter der Blüthe trägt, die Rede. Es würde nun zwar ein ungerechtfertigter Tadel sein, wollte man die genannten Gattungsmerkmale deswegen verwerfen, weil man von ihnen zur Blüthezeit nichts bemerken kann; die Gattungen werden zunächst nicht zum Zweck der Leichtigkeit des Bestimmens gemacht, wie man zuweilen wohl verlangt. Aber ihr Werth ist nicht gross und beschränkt sich eigentlich auf die Kapselstiele, da die einfache oder doppelte Reihe der Samen nur ein Scheinunterschied sein kann, weil an jeder Placenta eines »*Folliculus*« die Samen an den beiden verwachsenen Nähten stehen müssen. Eher scheint das in Fig. 14 ebenfalls gezeichnete Diagramm Unterschiede zu bieten, indem *Eranthis* eine scharf trimere Blüthe darstellt und die den Kelch ersetzenden Involucralblätter diese Trimerie beginnen, fortgesetzt in den Petalen und den Nectarien (Vergl. das auf pag. 247—249 gesagte!); auch scheint *Helleborus* im Gegensatz zu *Eranthis* einen wirklichen, fünfblättrigen Kelch zu besitzen, und keine ächte Corolle sondern an deren Stelle nur Nectarien, so dass *Helleborus* eher mit *Paeonia* als mit *Eranthis* verwandt auftreten würde. Aber auch davon abgesehen bedarf die Gattungsunterscheidung von *Helleborus* und *Eranthis* der Blüthenmerkmale überhaupt nicht, da alle *Eranthis*-Arten, auch die ostasiatischen *E. sibirica, uncinata* und *stellata* vom unteren Amur dasselbe biologische Verhalten und denselben Aufbau der ganzen Pflanze zeigen, stets abweichend von *Helleborus*: die Knolle producirt den mit der einzelnen Blüthe abschliessenden Stengel, dessen tief gespaltene Bracteen unmittelbar unter der Blüthe zu einem Quirl angeordnet sind; tief unten am Grunde des Stengels entspringt aus scheidenförmiger Basis ein oberirdisch neben dem Blüthenstengel sich erhebendes schildförmig gestieltes in drei Theile bis zum Blattstiel gespaltenes und ausserdem noch zerschlitztes Blatt, welches die für das nächste Jahr bestimmte Stengelknospe mit Blüthe als Axillarknospe unterirdisch anlegt und im nächsten Vegetationsjahr, wo es selbst abgestorben ist, zur Entwicklung kommen lässt. Nachdem die rasche Vegetationsentwicklung vollzogen ist, schlummert die Pflanze während eines langen Theiles der Vegetationsperiode als unterirdische Knolle. — Wer beweisst, dass diese Merkmale des Aufbaus leichterer Art, minder nothwendig vererbbar seien, als die Kapselstiele oder die Modification im Perianthium?

Noch ein anderes Beispiel aus den Ranunculaceen-Gattungen möchte ich anführen: Die Mehrzahl der Floristen erkennen die Section *Hepatica* der grösseren Gattung *Anemone* nicht als selbständige Gattung an, bezeichnen also das »Märzblümchen« als *Anemone Hepatica* und nicht als *Hepatica triloba*. Thatsächlich lassen sich in den Blüthen selbst keine wesentlichen Unterschiede auffinden, und dass *Hepatica* hart unter der Blüthe ein (der Blüthenbildung von *Eranthis* vergleichbares) Involucrum aus drei kleinen grünen Blättchen besitzt (s. Figur 11 auf pag. 247) während die Anemonen drei gequirlte grosse Laubblätter mit fiederiger Zertheilung haben, liess man nicht gern als Gattungsunterschied gelten. Trotzdem ist wohl noch nie eine *Hepatica* mit einer *Anemone* verwechselt, wenn man sich auch nur an die Blüthenfarbe und an die Blattform gehalten hat. Ein wirklich wesentlicher Unterschied liegt aber im Aufbau der ganzen Pflanze: Die ächten Arten von *Anemone* (z. B. *A. nemorosa, ranunculoides)* blühen einachsig und besitzen ein unterirdisch fortkriechendes Rhizom von dem in der »Morphologie«, Figur 8,[1]) gezeichneten Typus; in jedem Jahre entwickelt sich ein beblätterter Blüthenstengel an jeder Rhizomspitze und ein Wurzelblatt. Ganz anders bei *Hepatica*: Das aufrechte kurze Rhizom entwickelt monopodial eine grosse Blätterfülle in spiraliger Anordnung; im Frühjahr bemerkt man die Blüthenschäfte in unbestimmter Anzahl in den Achseln von schuppigen Niederblättern, wo sie im Vorjahre angelegt waren; frische Blätter sind noch nicht vorhanden ausser den Hüllblättchen unter der Blüthe; gegen Ende der Blüthezeit entwickelt die Rhizomspitze einen neuen Vorrath junger Blätter über den blüthentragenden Niederblättchen. Hat dieser Charakter nicht denselben Werth wie die Ausbildung von Blüthenmodificationen? Unzweifelhaft, und nur der eine Grund, dass auch *Anemone narcissiflora*[2]) ihre Blüthen erst an den Sprossen zweiter Ordnung, seitlich aus der bodenständigen Laubrosette entsprungen, trägt, erlaubt unter solchen Umständen überhaupt noch das Zusammenbleiben von *Hepatica* mit *Anemone* in einer Gattung. Doch erscheint es auch in diesem Falle immer besser, eine natürliche Gattungstrennung vorzunehmen und *Anemone narcissiflora* als eigene Section unter *Anemone*, den Uebergang zu *Hepatica* vermittelnd, hintanzustellen.

Diese Beispiele sollten nur an der Hand einzelner Thatsachen zeigen, dass keine Berechtigung dafür vorliegt, die Gattungsmerkmale aus der sexuellen Reproduction oder der Blüthenmorphologie nothwendig allein herzuholen, sondern es sind die grundlegenden Verschiedenheiten im Aufbau des ganzen vegetativen Körpers, und andere biologische Eigenthümlichkeiten bei den tropischen Pflanzen, welche der mit diesem Theile der Flora noch weniger vertrauten Wissenschaft bisher überhaupt entgangen sind, diesen als gleichwerthig für die Abtrennung der Gattungen zu betrachten.

Was über den Werth dieser Charaktere zur Abtrennung von Gattungen überhaupt gesagt wurde, gilt natürlich auch hinsichtlich des Werthes, den sie zur Aneinanderreihung verschiedener Gattungen hinsichtlich ihrer natürlichen Verwandtschaft haben sollen, also zur Bildung von Gattungsgruppen aufwärts im System. In manchen Ordnungen ist dies schon an richtiger Stelle angewendet, in anderen Ordnungen steht man gegenwärtig vor der Frage, ob einzelne streng durchgeführte Blüthencharaktere oder die Sprossfolge den höheren Werth für Erkennung der verwandtschaftlichen Beziehungen besitzen, sofern nämlich die Anordnung im einen oder anderen Sinne ein verschiedenes Resultat geben. So ist es bei den Orchideen, wo die zumal von Lindley auf das sorgfältigste ausgearbeitete und noch jetzt ziemlich unverändert beibehaltene systematische Anordnung den Bau der Sexualorgane, insbesondere den Bau der Pollenmassen in der Anthere, benutzt; ganz unabhängig davon lässt sich eine Eintheilung nach dem Aufbau gewinnen,[3]) welche, auch wenn sie zunächst nur eine morphologische Specialstudie sein soll, doch eine Prüfung für die Richtigkeit der bisherigen Aneinanderreihung von Gattungen zu Gruppen höheren Ranges nothwendig macht; der Aufbau der blühenden Stengel ist nämlich entweder monopodial oder sympodial; die sympodialen Stengel haben entweder eine endständige Inflorescenz, oder ihr Wachsthum erlischt mit einer meist bestimmten Zahl von Blättern und die Inflorescenzen treten in den Achseln der Reihenfolge nach bestimmter Blätter seitlich auf. Dieses sehr einfache morphologische System entwickelt in seinen weiteren Ausarbeitungen viel natürliche Einzelgruppen, welche mit dem Blüthenbau in Combination gebracht ein harmonisches Resultat geben zu können scheinen.

---

[1]) In Band I des Handbuches, pag. 641.

[2]) Vergl. Wydler in Flora, Regensburg 1859, pag. 260.

[3]) Pfitzer, Die Morphologie der Orchideen; Heidelberg 1882.

Was hier von der äusseren Morphologie der Vegetationsorgane gesagt ist, gilt natürlich auch, mit gewissen Einschränkungen hinsichtlich der Verwendung am rechten Platz, von ihrer vergleichenden Anatomie, soweit diese nicht die dem physiologischen Experiment unterworfenen und also leichter veränderlichen Eigenschaften betrifft. Für die Mitwirkung der Anatomie zu dem gemeinsamen Zweck der Verwandtschaftsbestimmung ist neuerdings besonders RADLKOFER eingetreten.[1])

Der Ordnungsbegriff. — Die »*Ordines naturales*« oder, wie man sich in neuerer Zeit vielfach auszudrücken pflegt, die »Familien« der Pflanzen bilden innerhalb der grossen Entwicklungsreiche *(Regiones)*, welche sich aus der vergleichenden Anatomie der Vegetations- und Reproductionsorgane in grosser Uebereinstimmung ergeben, die natürlichsten Sippen tieferen Ranges, zugleich von besonderer Bedeutung für die Phytographie. Soll die Mannigfaltigkeit des Pflanzenreichs in grösster Präcision, aber nicht in eingehender Ausführlichkeit besprochen werden, so führt man die Ordnungen auf; um eine Pflanze oberflächlich hinsichtlich ihrer Eigenschaften zu kennzeichnen, giebt man die Ordnung an, zu der sie gehört; die Kenntniss ihres vollen Gattungs- und Artnamens ist nichts werth ohne die Kenntniss ihrer Ordnung, wodurch zugleich der grössere Verwandtschaftskreis angegeben wird, dem sie sich anzuschliessen hat.

Die Bande, welche diese Verwandtschaftskreise zusammenhalten, sind schon lockererer Art, abgeleitet aus den in ihrer Bedeutung innerhalb der feststehenden Klassen der Gymnospermen, Dikotylen und Monokotylen als schwerwiegend und am wenigsten veränderlich erkannten Merkmalen.

Sie liegen daher fast immer für die erste Instanz in dem Aufbau der Blüthe und Frucht; ausserdem aber haften manchen Ordnungen nicht selten gewisse morphologische Gemeinsamkeiten der Vegetationsorgane so sehr an, dass dieselben mit zu ihren auffälligsten Merkmalen gehören. Obgleich z. B. der Unterschied zwischen Holzgewächsen und Kräutern an sich nie fähig ist, Ordnungen zu unterscheiden, sind doch alle Orchideen Kräuter, oft von grossen Dimensionen, während alle Palmen und Pandaneen zur Holzstammbildung hinneigen und nur in geringfügigen Ausnahmen nichts davon zeigen. Anatomische Merkmale, die mit phytochemischen in Verbindung stehen, wie der Besitz ätherisches Oel secernirender Lücken und Gänge, von Harzgängen und von Milchsaftzellen oder -Gefässen, haben oft eine so bedeutende Constanz innerhalb einer aus Blüthenmerkmalen für natürlich anerkannten Sippe vom Ordnungsrang, dass man in einzelnen zweifelhaften Fällen auf sie zurückgreifen kann und dass der Ordnungscharakter durch sie verstärkt wird. Die Biologie pflegt nur dann eine gleichförmige in einer Ordnung zu sein, wenn sich dieselbe in einem oder in mehreren gleichartigen Florenreichen entwickelt hat und, soweit man es beurtheilen kann, von jüngerem geologischen Alter ist.

Wenn demnach auch der Begriff der Ordnung zunächst wieder ein natürlicher ist, wie die Beispiele: Gräser, Binsen, Palmen, Doldengewächse zeigen, so kann doch über den Umfang einer Ordnung und über die Zugehörigkeit fraglicher

---

[1]) Ueber die Methoden in der botanischen Systematik, insbesondere die anatomische Methode. Festrede, München 1883.

Gattungen zu dieser oder jener nicht mehr das Naturgefühl sondern nur die wirkliche Formenkenntniss sich ausfinden; entscheidend ist ja auch bei den Sippen niederen Ranges die letztere. Daher, weil die Charaktere zu prüfen sind, und weil diese Charaktere in einer mannigfaltigen Ausprägung auch auf verschiedenem Wege, nämlich aus ähnlichen Stammformen an getrennten Orten (in getrennten Florenreichen), zu Stande gekommen sein können, ist oben zugegeben, dass der hier ausgesprochenen Meinung zu Folge sehr wohl polyphyletische Ordnungen im System von trotzdem sehr gut abgegrenztem Charakter vorhanden sein können. Wenn wirklich einmal von einer solchen die Ungleichartigkeit der Abstammung ihrer verschiedenen Theile bewiesen wäre, so würde es nicht immer Grund sein, diese Ordnung nach Ursprungsstämmen in eine Reihe von Parallelordnungen aufzulösen; erstens könnte es dem systematisch gefassten Begriff der Ordnung widersprechen, und zweitens würde man nicht wissen, wie viele andere unerkannt gebliebene polyphyletische Ordnungen noch im System verborgen geblieben sind. Es ist dies eine natürliche Consequenz der oben auseinander gesetzten Principien für den morphologischen Aufbau des Systems, weil uns die Kenntniss der phylogenetischen Verkettung meistens abgeht.

Die Charaktere, welche allen Gliedern einer natürlich gestalteten Ordnung ohne Ausnahme gemeinsam sind und zugleich allen Gliedern der verwandten Ordnungen fehlen, sind meistens nicht mehr sehr zahlreich und können sich schliesslich auf einen einzigen beschränken, welcher dann als sogenannter »*character diagnosticus*« gilt. Dieser letztere soll kein phytographischer Kunstgriff sondern eine der Natur abgelauschte Thatsache sein, sonst wäre die Ordnung unnatürlich begründet. An diesen wenigen Merkmalen festhaltend sind die Tribus und Gattungen der *Ordines naturales* so zu sagen die verschiedensten Variationen derselben Hauptmelodie. Doch ist gerade für den Ordnungsbegriff die Methode der natürlichen Systematik, zusammenfassend zu arbeiten und sich nicht auf ein einziges Merkmal ausschliesslich zu versteifen, vom durchschlagendsten Erfolg. — Die Palmen sind z. B. doch gewiss eine natürliche Ordnung; jeder erkennt sie, fast immer werden ihre Grenzen gleichmässig sicher gezogen, selbst ein wenig bewanderter Botaniker glaubt vielleicht eine ganze Reihe ihr ausschliesslich zukommender Merkmale nennen zu können. Aber es sind an sich nicht sehr viele allgemeine Eigenthümlichkeiten der Palmen: die merkwürdige Blattbildung, wo meistens in den Hauptnerven ein Zerreissen stattfindet, ist ebenso bei *Carludovica*, die unzweifelhaft zu einer anderen Ordnung gehört; die Anordnung der wichtigen Infloreszenz ist ebenso bei *Pandanus*, bei *Carludovica* und Araceen; der Blüthenbau im Allgemeinen ist bei der Mehrzahl der actinomorphen Monokotylen so, speciell bei Liliaceen, wo auch fleischig-saftige Blumen häufig sind; die Trennung der Geschlechter ist nicht einmal allen Palmen gemeinsam. Der Fruchtknoten nach der Formel G(3) bietet mit der geringen Zahl je einer Samenknospe in jedem Fach das beste Merkmal; denn er schliesst die Mehrzahl der Monokotylen aus und führt am ersten zur Vergleichung von Juncaceen oder, wenn von den drei Samenknospen schon in der Blüthe zwei abortirt sind, zu der von Cyperaceen und Gräsern. Von diesen unterscheidet aber der innere Bau des Samens und die Keimung die Palmen ohne Schwierigkeit.

Um das Gesagte zu verallgemeinern, können wir uns in Formeln ausdrücken: eine Ordnung A zeige in der Hauptmasse ihrer Glieder eine Zahl wichtiger Eigenthümlichkeiten, bezeichnet durch die Zahlenreihe 1—20; dem einen oder anderen Gliede fehlen einige dieser Eigenthümlichkeiten, dem einen Nr. 5, dem andern Nr. 7, dem dritten Nr. 8 und 13, dem vierten Nr. 4, 12 und 17, dem fünften Nr. 11 und 19 u. s. w., während vielleicht die Charaktere Nr. 2 und Nr. 10 ohne Ausnahme bei allen Gliedern der Ordnung sich finden. Von diesen Charakteren findet sich aber vielleicht der eine, Nr. 2, auch in allen Gliedern einer anderen Ordnung B, und der andere, Nr. 10, auch in einigen Gliedern einer dritten Ordnung C; diese Ordnungen zeigen aber nichts von den weniger allgemeinen Charakteren der ersten Ordnung A Nr. 1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11 u. s. w., oder sie haben auch wohl den einen oder anderen (z. B. Nr. 4 und Nr 17) mit der Ordnung A gemeinsam, nicht aber die übrigen. Es ergiebt sich also, dass eigentlich kein einziger ausnahmsloser *Character diagnosticus* aufzufinden ist, und dennoch ist die Ordnung A natürlich; worin besteht nun ihr Charakter? In der Gesammtheit der Merkmale Nr. 1 bis 20, von denen bald der eine, bald der andere fehlen oder durch neue Modifikationen im Bau der Organe ersetzt sein darf; es giebt ausser in dieser Ordnung keine anderen Pflanzen, welche neben den zwei stets vorhandenen Charakteren Nr. 2 und Nr. 10 auch nur zugleich noch etwa zehn andere jener Gesammtheit von Merkmalen besässen. — So zeigen sich die Ordnungen in »natürlichem System«; aber in der Phytographie, wo Schärfe der Diagnose gewünscht wird, lassen sie sich oft nicht diesem Wunsche entsprechend darstellen.

Die oben ausführlich betrachteten Ranunculaceen (pag. 249) können zur Erläuterung des Gesagten dienen. Die meisten systematischen Handbücher, welche für die Ordnung einen Charakter zu geben veranlasst sind, halten sich hauptsächlich an die höchst entwickelten »Typen« derselben *Ranunculus* und *Adonis* und entwerfen die Merkmale der Ordnung etwa in folgender Weise: *Flores actinomorphi spiroidei; Sepala* 4—5; *petala* 4—5. *Stamina hypogyna* ∞, *antheris extrorsis. Ovaria* 3 — ∞ *apocarpa,* 1 —*pluriovulata; fructus: achaenia vel folliculi; semen albuminosum, embryone microblasto. Herbae foliis alternis vaginantibus.* Nun folgt aber die Aufzähluug der wichtigsten Abweichungen:

Delphinium und *Aconitum: Flores zygomorphi.*

Die grössere Zahl der Gattungen: *Calyx nullus vel bracteis substitutus.*

(Bei den jetzigen Autoren werden diese Gattungen als mit Kelch versehen, aber ohne entwickelte Corolle bezeichnet.)

Trollius: Petala ∞

Anemone, *Eranthis* u. a.: *Petala* 3+3 *per cyclos* 2 *disposita.*

Myosurus: Stamina 5.

Actinospora: Antherae introrsae.

Nigella: Ovaria 5 *syncarpa*; *fructus capsularis.*

Actaea: Ovarium solitarium. Fructus: bacca.

Clematis: Suffrutices foliis opposito — decussatis.

Es sind also bei allen Gattungen vertreten nur folgende Merkmale: Der spiroidische Bau zum Theil, da alle Gattungen ihn entweder in den Petalen oder in den Staminen oder in den Ovarien zeigen, wenn er nicht in mehreren dieser Organklassen gleichzeitig zur Schau getragen wird; der spiroidische Bau ist noch bei einer nicht sehr grossen Reihe anderer Ordnungen ebenfalls vertreten. Ferner die hypogyne Insertion von Kelch, Corolle und Staminen, die ausserdem noch bei einer grossen Zahl von Ordnungen sich constant findet. Endlich ist noch bei allen Gattungen ziemlich unverändert der Samenbau, der aber keine erheblichen Auffälligkeiten einer grossen Zahl anderer Ordnungen gegenüber zeigt. Alle andern genannten Charaktere sind bei einer grösseren oder geringeren Zahl von Gattungen mit Ausnahmen behaftet. Und dennoch ist die Ordnung der Ranunculaceen eine sehr natürliche; die Systematik verlangt nur, dass man sich in jede Ordnung hineindenkt, sie aus sich selbst heraus verstehen lernt und dadurch den Grundton herausfindet, dessen Modulationen die einzelnen Tribus und Gattungen darstellen. Bei den Ranunculaceen liegt der Grundton im spiroidischen Bau mit der Tendenz zu polycyklischem Andröceum, oft auch polycyklischem Gynäceum, alles hypogyn inserirt: dieses findet sich schon selten im Reich der Dikotylen beisammen. Nun kommt dazu die Uebergangsbildung von fruchtbaren Staminen zu Nectarien und voll entwickelten Petalen, welche oben (pag. 249) besprochen wurde; sie lässt sich nur bedingungsweise im Ordnungscharakter wegen ihrer zu starken Variabilität ausdrücken, ist aber gleichwohl ein starker Grundzug zu ihm. Damit geht die geringe Entwicklung des Kelches Hand in Hand, welche wiederum die Ranunculaceen vor allen verwandten Ordnungen auszeichnet. Das sind die der Natur abgelauschten natürlichen Charakterzüge der Ranunculaceen, die sich vom Phytographen nur schwer in knappe Formen einkleiden lassen.

Dass die Ordnungen etwas wirklich Verschiedenes sind und jede als eigenes Object studirt sein wollen, zeigt sich am deutlichsten darin, dass ein Charakter von grossem Werth in der einen Ordnung darum noch nicht einen solchen in einer andern Ordnung zu besitzen braucht. So z. B. die Verwachsung der Corolle, welche in vielen dikotylen Ordnungen ein Merkmal ersten Ranges ist (z. B. Labiatifloren und Verwandte), während sie in anderen nur Unterordnungen trennt (z. B. in den Ericaceen die Pyrolaceen, Monotropeen), oder gar zuweilen als Gattungseigenthümlichkeit auftritt (*Correa* unter den choripetalen Diosmeen); bei den Monokotylen gar ist die Corollenverwachsung überhaupt nicht ein Merkmal ersten Ranges und geht z. B. in der Gruppe der *Lilianthae* (bei Liliaceen, Smilaceen etc.) bunt durcheinander.

Während nun also in alten Zeiten die Systematik, welche mit Rücksicht auf ihre damalige Methode die »künstliche« genannt wird, zumal ein Zusammenstellen der Gruppen höheren Ranges nach treffenden Eintheilungsgründen suchte, um die Pflanzenwelt in schablonenmässige Rubriken zu bringen, in denen sie auch um so leichter und sicherer wieder aufgefunden werden konnten, sucht die »natürliche« Systematik der Gegenwart den Zusammenhang in der genetischen Entwicklung und nimmt die Natur so wie sie ist. Jndem nun in dieser Ordnung der eine, in jener ein ganz anderer Grundton herrscht, kann von einem obersten Eintheilungsprincip aller Ordnungen überhaupt keine Rede sein, sondern nur von einem Anwenden der für jede einzelne Ordnung als richtig erkannten Behandlungsweise. Nach künstlichen Methoden kann man daher leicht die in schablonenmässige Rubriken zusammengestellten Gattungen und Arten »bestimmen«; nur nach der natürlichen Methode kann man die Natur kennen lernen, was besonders für die mit der Bezeichnung »*Ordines naturales*« bezeichneten Sippen höheren Ranges gilt. —

Sowohl für die in eine solche Ordnung hineingehörenden Formenkreise als auch besonders für die Verbindung der nächst verwandten Ordnungen zu Klassen und dieser wiederum zu Abtheilungen besteht als Hauptanstoss für einen raschen und sicheren Fortschritt die Verwechslung von »Aehnlichkeit repräsentativer Art« und wirklicher »Verwandtschaft«, auch wenn letztere nur im morphologisch-phylogenetischen Sinne gemeint ist. Ein Beispiel wird sogleich zeigen, worauf es ankommt: Die Ranunculaceen haben *Ovaria* ∞ *apocarpa*, die Alismaceen ebenso; die eine Ordnung ist dikotyl, die andere monokotyl, das hindert aber nicht die grösste äusserliche Aehnlichkeit zwischen *Ranunculus Flammula* und *Alisma ranunculoides* im Fruchtzustande, wo Kelch und Corolle abgefallen sind. In diesem Falle kann nun ein wirklicher Irrthum nicht entstehen, weil die verschiedene Structur des Samens und Embryos allein schon die grosse Differenz zeigt; wir können uns figürlich etwa so ausdrücken, dass die Anordnung der Ovarien bei den Ranunculaceen im monokotylen Reiche durch die Alismaceen »repräsentirt« wird; eine Verwandtschaft beider darf sich nie darauf begründen. Wenn nun aber in solchen Gruppen derselben Reiche, wo die Möglichkeit einer wirklichen Verwandtschaft nicht ausgeschlossen ist, eine derartige repräsentative Aehnlichkeit vorliegt, so ist eine Verwechslung mit wirklicher Verwandtschaft sehr leicht. So ist es z. B. mit der in ihrer systematischen Stellung vielfach discutirten *Parnassia* gegangen, welche von REICHENBACH in seinem System mit *Swertia* verglichen und daher zu den Gentianaceen gebracht wurde. Die Möglichkeit dieser Verwandtschaft wäre an sich nicht zu leugnen, da so vielfach die choripetalen Ordnungen mit gamopetalen zusammenhängen; aber bei näherem Eingehen auf den Bau beider zeigt es sich doch, dass der Wuchs und die Form der Blume bei beiden nur repräsentativ ähnlich sein kann, schon weil die Staminodien von *Parnassia* einen ganz anderen Rang einnehmen als die Drüsen auf dem Discus von *Swertia*. Die Vergleichung nicht der allein stehenden, sondern der mit einem grösseren Formenkreise zusammenhängenden Gattungen und Ordnungen hat in solchen wichtigen Fragen zu entscheiden und zeigt zugleich, in welcher Weise die Sippen höheren Ranges im natürlichen System combinirt werden.

II. Abschnitt.

Hülfsmittel und Methoden der Phytographie.

Verhältniss der Phytographie zur natürlichen Systematik. — Es wird aus dem im ersten Abschnitt dieses systematischen Theiles Gesagten genugsam hervorgegangen sein, dass gerade die Systematik mehr als andere Theile der organischen Naturforschung auf grosse Schwierigkeiten stösst, ihre gewonnenen Beobachtungen in formell befriedigender Weise in die Annalen der Wissenschaft einzureihen und dadurch einen ebenso dauernden als leichten Fortschritt zu sichern. Die Schwierigkeiten beginnen damit, die natürliche Verwandtschaft der grösseren Sippen bald als eine wirklich phylogenetische, bald nur als eine morphologisch durch gleiche Entwicklungsstufen von verschiedenem Ursprunge dargestellte betrachten zu müssen; sie fahren in der Umgrenzung der Sippen verschiedenen Grades fort und häufen sich vielleicht am meisten in dem Formenkreise polymorpher Arten, weil hier die Gefahr naheliegt, dass der einzelne Beobachter alle seine Wahrnehmungen über noch so geringe Verschiedenheiten, die vielleicht ein Anderer Mühe hat, ebenso zu beobachten und seine Anschauungen mit denen des früheren Beobachters zu adjustiren, trotz der in mancher Beziehung unfruchtbaren Mühe auf das sorgfältigste und weitläufigste beschreibt, weil er sich damit ja nicht vom Boden der reellen Grundlage entfernt. Auf diesem Gebiete lässt sich die eigentliche Forschung in der natürlichen Systematik so wenig von ihrer methodischen Darstellung trennen, dass in § 2 des ersten Abschnitts bei Besprechung des Werthes der Art-, Gattungs-, Ordnungs-Sippen unaufhörlich auch auf die formelle Abgrenzung solcher natürlicher Complexe eingegangen werden musste, so dass dort neben den Principien der Systematik zugleich auch schon die Phytographie in ihrer natürlichen Grundlage besprochen wurde. Die grösste Schwierigkeit aber besteht noch in der Anordnung derjenigen Sippen, welche man als durch phylogenetische oder morphologische Verwandtschaft zusammenhängend erkannt hat; diese Anordnung sollte sich, um naturwahr zu sein, in vielfachen Verkettungen bewegen, kann aber gemäss der menschlichen Aufzählungsmethode nur in einer Reihe dargestellt werden, sobald wir das ganze Pflanzenreich in eine zusammenhängend systematische Darstellung hineinbringen wollen. Es zeigt sich daher fast in keinem Theile der Naturforschung so sehr als in diesem, dass unser Wissen viel weiter reicht und reichen kann als die Form unserer wissenschaftlichen Darstellung.

Diese Form muss auch zugleich kurz und klar sein; um zu zeigen, dass eine Sippe A mit einer anderen Sippe B verwandtschaftlich zusammenhängt, ist es unnöthig, in die Beweisführung diejenigen Stücke aufzunehmen, die ebenso auch alle möglichen übrigen Sippen C, D, E . . . angehen; das Anführen unnöthiger Dinge erschwert den Ueberblick und bringt die Gefahr mit sich, missverstanden zu werden. Auch ist zu bedenken, dass die Zahl der Pflanzensippen hohen und niedern Ranges (Arten) eine sehr grosse ist und dass schon rein äusserliche Gründe dazu zwingen, jede Unklarheit und Breite im Ausdruck zu vermeiden und darnach zu streben, eine naturwahre Mittheilung langer Beobachtungsreihen in der grössten Kürze und klarsten Form in die Wissenschaft einzuführen.

So hat sich ein besonderer, für die Praxis in der Wissenschaft selbst sorgender Zweig in der Botanik, die Phytographie herausgebildet. Dieselbe stellt das ganze natürliche System in allen seinen Sippen oder bei kürzeren Darstellungen nur in den Sippen vom höchsten und höheren Range dar, oder sie greift einzelne Stücke aus ihm heraus und liefert für diese eine um so vollendetere Darstellung (»systematische oder floristische Monographien«), stets bestrebt, die morphologische Stellung, welche eine Sippe im Vergleich mit ihren nächstverwandten Sippen desselben Ranges einnimmt, in kürzester Weise durch Coordinirung und Subordinirung unter Hervorhebung der für sie charakteristischen Merkmale anzugeben. Beschränkt man sich dabei auf die wenigen Merkmale, welche auffällig genug eine bestimmte Sippe von ihren verwandten Ranggenossen abheben, so entsteht die botanische Diagnose; greift man weiter und führt in einer meistens methodisch festgestellten Reihenfolge die morphologische Gestaltung aller jener Organe an, welche in erster Linie bestimmend auf den Platz einer Sippe im natürlichen System einwirken, so entsteht die kurze oder ausführliche Beschreibung; zu ihr gehört die Heimatsangabe als ein Charakter, der durch die Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreiches mit dem morphologischen Begriffe einer fest umgrenzten Sippe unverbrüchlich zusammenhängt.

Mag man Diagnosen oder Beschreibungen verfertigen, die Ausdrücke für die einzelnen Organe, ihre Theile und morphologischen Charaktere müssen unzweideutig sein, und um mit dieser Klarheit die Kürze des Ausdrucks verbinden zu können, hat die Botanik seit lange eine eigene Terminologie geschaffen, welche in der »Morphologie« (Band I) daher auch stets am zugehörigen Orte angeführt ist. Um endlich die klar erkannten Sippen verschiedenen Ranges sehr kurz und womöglich unzweideutig so zu bezeichnen, dass die Forschung mit ihnen wie mit bekannten Einheiten oder Sammelbegriffen vorgehen kann, ist eine bestimmte Nomenclatur entstanden, dieselbe, welche auch in dieser Abhandlung schon hundertfältig zum Ausdruck kam, wenn nur das geringste Beispiel erläutert werden sollte und auf einzelne Pflanzen hingewiesen werden musste.

Während also die »natürliche Systematik« einer der höchsten Forschungszweige in der Botanik mit klar ausgesprochenen wissenschaftlichen Zielen ist, bildet die »Phytographie« die praktische Ausführung des Systems in wissenschaftlicher Darstellung. Die Phytographie kann daher keine andere Richtschnur haben als die, sich streng an die wissenschaftliche Morphologie und Systematik so zu halten, dass ihre formelle Darstellung möglichst rein dem in diesen botanischen Disciplinen gewonnenen

Standpunkte entspricht und dabei für die wissenschaftliche Praxis sorgt.

Alphons de Candolle hat der Methode der Phytographie ein eigenes Werk gewidmet, »*La Phytographie ou l'art de décrire les végétaux*« (Paris 1880), welches die Beschreibung in allen Hinsichten von Formalitäten kritisch untersucht und die Hülfsmittel dazu, besonders auch die Herbarien zusammenstellt.

Zur Geschichte der Phytographie und Systemdarstellung. — Die Wichtigkeit, welche dieser beschreibende Theil der Botanik von jeher gehabt hat, weil nur durch ihn die Forschungsresultate des einen auch dem andern zugänglich gemacht werden konnten, hat von jeher auch für eine hohe Ausbildung desselben gesorgt. Ja in den alten Zeiten der botanischen Systematik ist er eigentlich ganz allein vorhanden gewesen; denn es fehlte eine klare Erkenntniss des Begriffes der natürlichen Verwandtschaft, und wo sie vielleicht vorhanden war, wurde sie nicht zur Richtschnur der systematischen Gruppenbildung genommen. Man verfolgte vielmehr den ausschliesslichen Zweck, die Kenntniss von Arten oder von Arten und Gattungen zu erzielen, und zwar deren Kenntniss als einzeln neben einander existirender, nicht als in natürlichen Verkettungen mit einander verbundener Gruppen. Es ist ja auch schon oben erwähnt (pag. 254), dass eine grosse Mehrzahl der alten Systematiker nur den Artbegriff für in der Natur begründet erklärte und alle Sippen höheren Ranges als durch menschliche Kunst zum Zwecke des leichteren Eintheilens und Bestimmens eingesetzt ansah. Somit war damals vollendete Kenntniss der Species Selbstzweck und höchstes Ziel des morphologisch-systematischen Theiles der Botanik, neben welchem die alte Physiologie nur geringe Bedeutung besass; es drückt sich dies auch in einem Satze von Linné's »*Philosophia botanica*« aus, dass der Meister in der Botanik alle Pflanzenarten kenne, während der Candidat dieser Wissenschaft die Mehrzahl der Gattungen im Kopfe haben müsse. Obgleich mehr als ein Jahrhundert regster Forschung zwischen dem Ausspruch solcher damals erklärlicher Ideen und dem Standpunkte jetziger Wissenschaft liegt, so ist die Nachwirkung derselben leider noch ausserordentlich fühlbar; in der wissenschaftlichen Phytographie haben viele Gebräuche, die wahre Naturforschung als Missbräuche verwerfen muss, ungestört bis heute fortgewuchert und im grossen Publikum auch der gebildeten Laien und Liebhaber botanischer Wissenschaft gilt noch heute Kenntniss der Arten an sich, ihre lateinische Benennung und Bestimmungsleichtigkeit als Ziel und Wesen der Botanik.

Es lässt sich die Geschichte der Phytographie leicht in zwei Perioden zerlegen, von denen die erstere die Kenntniss der Arten (und Gattungen) als einzeln neben einander existirender Gruppen erstrebte und die Eintheilungen höheren Grades (wie Ordnungen und Klassen) nur als Mittel dazu betrachtete, welches jeder Forscher nach irgend einer scharfsinnig durchgeführten Methode verwenden könnte: dies ist die Zeit der »künstlichen Systeme«, welche in Linné's Sexualsystem zur höchsten Blüthe gediehen ist. Erst in der zweiten Periode, welche sich allmählich aus der ersten herausbilden musste, herrscht die Idee der in natürlichen Verkettungen mit einander verbundenen Sippen aller Grade, die zur Kenntniss der jetzt in Reinheit dargestellten primären Entwicklungsstufen des Pflanzenreiches (Algen — Angiospermen) geführt hat; in dieser Zeit ist die Absicht maassgebend, ein den natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen entsprechendes Bild des in der Natur begründeten Systems auch formell möglichst im Anschluss an die Natur zu entrollen, in dem die Arten und ihre Varietäten nur die letzten Plätze als Zusammenfassungen der pflanzlichen Individuen ausfüllen, und wo eine volle Würdigung der einander subordinirten Abstufungen stattfindet. Diese zweite Periode kann wieder eingetheilt werden in einen früheren Zeitabschnitt, wo die Idee der natürlichen Verwandtschaft unklar und mit dem Verfahren künstlicher Systematik gemischt auftrat; und zweitens in den darauf folgenden jetzigen Zeitabschnitt, in dem durch die Durchführung descendenztheoretischer Anschauungen das Wesen der natürlichen Verwandtschaft als ein reales Ziel erscheint, welches zwar nie formell zu treffen ist, aber doch als oberste Richtschnur gilt. Beide Perioden sind, wie gewöhnlich, nicht scharf von einander abgegrenzt; soll eine Grenze gesucht werden, so würde die zweite mit A. L. DE JUSSIEU's »*Genera plantarum secundum ordines naturales disposita*« im Jahre 1789 zu beginnen sein, aber mit dem Zusatz, dass von dem Erscheinen dieses Werkes an bis etwa 1820 oder 1830 hin eine Kampfeszeit folgte, welche erst sehr allmählich der künstlichen in LINNÉ's Sexualmethode erstarkten Phytographie den Boden entzog. Der erste Abschnitt der zweiten Periode würde mit dem Jahre 1852[1]) zu endigen sein; doch hebt er sich viel weniger scharf von der jetzigen Zeit ab, weil schon vorher eine richtige Forschungsmethode Platz gegriffen hatte, so dass die jetzige Wissenschaft im Allgemeinen ohne Aenderung und Methodenwechsel sich an die frühere anschliessen und weiter arbeiten konnte. —

In der LINNÉ'schen Zeit herrschte das Streben, Ordnung in der Botanik zu haben und nach einem Schema arbeiten zu können, vor allem Anderen vor; »*Filum ariadneum Botanices est Systema, sine quo Chaos est Res herbaria*«, sagt LINNÉ in seiner *Philosophia botanica*,[2]) und urtheilt über den Naturwerth der von ihm angenommenen Rangstufen von Sippen: »*Naturae opus semper est Species et Genus; Culturae saepius Varietas; Naturae et Artis Classis.*«[3]) Doch ist auch von ihm lange bekannt, dass er den Werth der natürlichen Methode in der Systematik fühlte und so selbst die neue Periode inaugurirte; »*Methodi naturalis fragmenta studiose inquirenda sunt.*« — *Primum et ultimum hoc in Botanicis desideratum est; Natura non facit saltus; Plantae omnes utrinque affinitatem monstrant, uti Territorium in Mappa geographica:*«[4]) so lauten die wichtigsten seiner darauf bezüglichen Thesen. Er selbst schuf allerdings auch nicht mehr als »Fragmente« für die natürliche Methode, indem seine unter meist gut und natürlich abgegrenzten Gattungen vereinigten Arten dafür die Bausteine abgeben mussten; die Gattungen zu höheren Sippen natürlichen Charakters zu vereinigen ist ihm nur wenig gelungen, und doch beurtheilt man die »Natürlichkeit« eines Systems in erster Linie nach der Zusammenfügung von Klassen und Ordnungen. Weit mehr als die natürliche Systematik verdankt ihm aber die Phytographie, die niemals so sehr als in seiner Zeit und nach seinen Vorschriften allgemein umgearbeitet und in knappe, brauchbare und noch jetzt im Allgemeinen nützliche Formen gebracht wurde. So sind in dem Rahmen seiner 24-Klassen-Anordnung die ersten wirklich guten zusammenhängenden Phytographien der damals bekannten wenig umfangreichen Pflanzenwelt erschienen, von denen die erste Ausgabe der *Species plantarum* (1753) und die noch in vielen Händen befindliche zweite Ausgabe (1762) desselben Werkes noch heute als Stütze für die Benennung und Unterscheidung der darin enthaltenen Pflanzengattungen und Arten gelten; ebenso enthielten die *Genera plantarum* 1754 das erste grössere Sammelwerk in noch jetzt brauchbarer Form. Für diese schuf LAMARCK während des Jahres 1791—1823 in demselben LINNÉ'schen Rahmen durch seine »*Illustration des Genres*« *(Encyclopédie méthodique botanique)* eine sehr viel grössere zusammenhängende, durch die verhältnissmässige Güte der Analyse hoch hervorragende Form, die einzige grossartige im letzten Ausklingen der LINNÉ'schen Principien. Die Klassen LINNÉ's haben in phytographischer Darstellung für die heutige Zeit keine Bedeutung mehr, aber es verdient vom Standpunkte historischen Interesses angeführt zu werden, dass MILLER zu London im Jahre 1777 eine zweibändige »*Illustratio systematis sexualis Linnaei*« in Folio herausgab, in welcher die als Repräsentanten der »Klassen und Ordnungen dieses Systems« gewählten Pflanzenarten auf das Vorzüglichste in ihrem Blüthenbau analysirt, beschrieben und abgebildet sind. An Werken solcher Art können wir die phytographische Neigung und Leistung jener ersten Periode erkennen. —

---

[1]) Ich nehme dieses Jahr an, weil damals die Paläontologie für die Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt von entscheidender Wichtigkeit zu werden begann und UNGER den Ausspruch that, »dass die Unveränderlichkeit der Species eine Illusion sei und dass die im Lauf der geologischen Zeiträume auftretenden neuen Arten im organischen Zusammenhange ständen.« — Ebenso machte NÄGELI (Beiträge etc., Bd. II, pag. 34) 1856 den Ausspruch: »Aeussere Gründe, gegeben durch die Vergleichung der Floren successiver geologischer Perioden, und innere Gründe, enthalten in physiologischen und morphologischen Entwicklungsgesetzen und in der Veränderlichkeit der Art, lassen kaum einen Zweifel darüber, dass auch die Arten aus einander hervorgegangen sind.«

[2]) Im Jahre 1751, pag. 98, These 156.

[3]) Ebendaselbst, pag. 101, These 162.

[4]) Ebenda, These 77.

Inzwischen hatte sich in Paris eine Leuchte der Wissenschaft zu entzünden begonnen, deren Strahlen bald genug offenbaren sollten, wie wenig die herrschend gewordene Systematik jener Zeit den Ansprüchen exakter Naturforschung genügen konnte. Der Beginn dieser zweiten Periode knüpft sich in der Geschichte der Wissenschaft, wenn wir auf die in gedruckten Werken vorliegenden Resultate achten, fast ganz an den Namen der JUSSIEU's an. BERNARD DE JUSSIEU hatte im Garten zu Trianon zum ersten Male eine Anordnung der Pflanzen getroffen, welche im Wesen noch heute dem natürlichen System entspricht; ein gedrucktes Verzeichniss dieses Systems aus dem Jahre 1759 zeigt schon trotz vieler Mängel und Fehler den hauptsächlichsten Aufbau der natürlichen Stufenleiter. Sein Neffe, ANTOINE-LAURENT, im Jahre 1748 zu Lyon geboren, wurde in seinen Lehren gross gezogen und übertraf alsbald seinen Lehrmeister, indem er das von diesem fein herausgefühlte Princip des Aufsuchens natürlicher Verwandtschaften wissenschaftlich ausbildete und für das ganze damals bekannte Pflanzenreich zur Grundlage eines formell begründeten Systems machte. Schon in einer seiner ersten Abhandlungen über die Ranunculaceen im Jahre 1773 findet man, wie BRONGNIART nach JUSSIEU's Tode rühmend hervorhob,[1]) zum ersten Male die fundamentalen Principe der natürlichen Methode mit Klarheit auseinandergesetzt, besonders die Anwendung der Subordination der Charaktere, wie sie der Subordination der Sippen entspricht, und ihre ungleiche Werthigkeit. Vor jetzt genau einem Jahrhundert, im Jahre 1785, begann dann A. L. DE JUSSIEU seine generelle Durcharbeitung des Pflanzensystems, zu welcher er unablässig Vorarbeiten angestellt hatte, so dass schon im Jahre 1789 die »*Genera plantarum secundum Ordines naturales disposita*« zu Paris erschienen; es folgte rasch, besonders für den deutschen Leserkreis, eine neue Ausgabe derselben von P. USTERI im Jahre 1791.

Dieses Werk ruft noch heute, zumal beim Vergleich mit anderen angesehenen botanischen Werken der damaligen Zeit, denselben anmuthenden Eindruck hervor; man fühlt sich bei der Auseinandersetzung der Principien und im speciell systematischen Theile mit seinem Verfasser in sympathischer Uebereinstimmung und hat Neigung, seine Studien als mitten in der Natur stehend fortzusetzen zum gleichen Zweck. Das Formelle wird in seine richtigen Schranken verwiesen, das Wesentliche in den Vordergrund gestellt, und trotzdem mit wissenschaftlicher Praxis für leichte Benutzbarkeit des neuen Systems gesorgt. Die »*Methodus naturalis*« wird als wahres Endziel der botanischen Wissenschaft hingestellt: »*haec dudum quaesita ordinatio, inter omnes longe praecipua, sola vere uniformis ac simplex, affinitatum legibus constanter obtemperans, est methodus dicta naturalis, quae omnigenas connectit plantas vinculo indiviso et gradatim a simplici ad compositam, a minimâ ad maximam continuatâ serie procedit*«. Von allen Verschiedenheiten, die im kurz zusammengefassten morphologischen Theil zur Unterscheidung gekommen sind, wird für die erste Eintheilung der Pflanzenklassen die Gestaltung des Embryos, die Staminalinsertion und Corollenausbildung als Kriterium ersten und zweiten Grades hingestellt, was seit jenem Werke von der natürlichen Systematik unverrückt, wenn auch allmählich in anderer Auffassung festgehalten ist. Dadurch sind die Akotylen (Sporenpflanzen) von den Mono- und Dikotylen geschieden; die Monokotylen werden nach epi-, peri- und hypogyner Insertion, die Dikotylen unter Mitbenutzung der Trennung der Geschlechter und der Verwachsung der Blumenkrone in Apetale, Mono- und Polypetale resp. Dicline eingetheilt, die Gruppe der Apetalen (Monochlamydeen), Mono- und Polypetalen wird ebenfalls nach hypo-, peri- und epigyner Insertion weiter zerfällt. Dadurch entstehen 15 »Klassen«, 100 »natürliche Ordnungen« umfassend, die Grundlage aller weiteren Ausarbeitungen des natürlichen Systems von damals bis jetzt, ohne dass die descendenztheoretischen Anschauungen in moderner Zeit im Stande gewesen wären, eine starke verbessernde Umwälzung realer Art auf diesem Gebiete herbeizuführen. Denn schon lange vorher hatte man auf morphologischem Wege arbeitend erkannt, dass die Gymnospermen, welche bei JUSSIEU neben ächten Dikotylen unter der Gruppe der »Diclines« standen, als unterste Stufe der Blüthenpflanzen zu betrachten und den gefässführenden Sporenpflanzen zunächst anzuschliessen seien.

---

[1]) Annales des Sciences naturelles, 2. sér., T. VII (1837).

Die letzten Verbesserungen dieses eigentlichen Systems von JUSSIEU hat der jüngste dieses Namens, ADRIEN DE JUSSIEU, in einem seit 1844 in mehreren Auflagen wiederholten Lehrbuche: *Cours élémentaire de Botanique*, hinzugefügt.

Schon viel früher hatte PYRAME DE CANDOLLE, auf JUSSIEU's Grundlage weiter bauend, eine Modification des Systems geschaffen, welche die Gruppe der Diclinen unter die Monochlamydeen, Mono- und Polypetalen (oder wie wir uns jetzt ausdrücken, Gamo- und Choripetalen) vertheilte und manche Umstellungen schuf; theoretisch wurde dies System, was noch in jüngster Zeit wiederum von BENTHAM und HOOKER in den »*Genera plantarum*« (1862—1883)[1] principiell verwendet wurde, ausführlich in der *Théorie élémentaire de Botanique* vom Jahre 1813 (zweite Ausgabe 1819) besprochen und verschaffte sich Eingang in die seit etwa

---

[1] Dieses ist die jüngste in lateinischer Sprache erschienene und in der einfachen phytographischen Form die Ordnungen und Gattungen des Pflanzenreichs zusammenstellende Uebersicht, welche in der Gegenwart sich der lebhaftesten Benutzung erfreut. — In früheren Jahren erschien, im Wesentlichen dieselbe Grundlage von P. DE CANDOLLE's System benutzend, eine analytische Zusammenstellung der Gattungsmerkmale für Blüthenpflanzen und Gefäss-Sporenpflanzen in MEISNER's »*Plantarum vascularium genera*«, 1836—43.

1825 erscheinenden Florenwerke, so dass in Folge davon auch unsere heutigen Excursionsbücher noch in der Regel die Ranunculaceen, die P. DE CANDOLLE an die Spitze seines Systems stellte, als erste Ordnung führen. Derselbe Verfasser begann im Jahre 1818 die ausgedehnteste Phytographie, welche die botanische Literatur besitzt, indem er entsprechend den nach dem LINNÉ'schen künstlichen Principe angeordneten *Species plantarum* sämmtliche Klassen, Ordnungen, Gattungen und Arten des damals bekannten Reiches der Blüthenpflanzen in seinem eigenen System zusammengestellt mit ihren charakteristischen Merkmalen zu beschreiben anfing. Als er in den ersten drei Jahren dieser Riesenarbeit nur 11 Ordnungen seines »*Regni vegetabilis Systema naturale*« vollendet hatte und einsah, dass in der dort angewendeten ausführlicheren Beschreibungsweise das Werk zu langsam gefördert wurde, begann er seit 1824 die Herausgabe einer kürzeren Form desselben unter dem Titel »*Prodromus Systematis naturalis Regni vegetabilis*«, der — ebenfalls mit den Ranunculaceen beginnend und mit den Mono- und Achlamydeen endend — bis zum Jahre 1873 die dikotylen und gymnospermen Ordnungen in 17 starken, z. Th. Doppelbänden zu Ende förderte. Die Monokotylen, welche der von JUSSIEU angefangenen Methode gemäss den Dikotylen und Gymnospermen nachgestellt wurden, waren also von dieser ausführlichen Behandlung ausgeschlossen geblieben, und für die Mehrzahl ihrer Ordnungen bot KUNTH's »*Enumeratio plantarum*« eine willkommene Ergänzung, da sie mit den Gräsern beginnend und zu Lilien und Palmen aufsteigend die Monokotylen zum grossen Theile vollendete, die Dikotylen aber gar nicht mehr berührte. Die zahlreichen Forschungen und Entdeckungen in fremden Ländern vermehrten während dieser Zeit unausgesetzt den Reichthum an neuen Gattungen und Arten, so dass beim Forterscheinen der späteren Bände von CANDOLLE's »*Prodromus*« die ersterschienenen schon längst nicht mehr gleiche Vollständigkeit besassen; um daher eine wesentliche Ergänzung für die in zahlreichen Einzeluntersuchungen und Floren neu aufgestellten Gattungen und Arten zu bieten, begann WALPERS im Jahre 1842 die Herausgabe eines »*Repertorium botanices systematicae*«, von dem bis 1847 sechs Bände erschienen, dann in die Bezeichnung von »*Annales botanices systematicae*« übergingen, und nach dem Erscheinen von vier weiteren Bänden mit dem Jahre 1857 nach dem Tode ihres Urhebers abschlossen. Seit jener Zeit ist auch nicht mehr versucht, eine neue Generalzusammenstellung des Pflanzenreichs bis auf die Arten herab vorzunehmen; die inzwischen noch um vieles gesteigerte Schwierigkeit hat ALPHONS DE CANDOLLE nach dem Abschlusse des »*Prodromus*« veranlasst, seit dem Jahre 1878 mit der Herausgabe von »*Suites au Prodromus*« oder »*Monographiae Phanerogamarum*« zu beginnen, Bearbeitungen von einzelnen grossen oder kleineren, der Neubearbeitung am meisten bedürftigen Ordnungen der Blüthenpflanzen, je nach Bedürfniss und Möglichkeit unter Beihülfe vieler Autoren, als Fragmente des grossen natürlichen Systems in ausführlicher Bearbeitung bis auf die Arten und Spielarten herab enthaltend.

In diesen ausführlichen Arbeiten sind die Principien der natürlichen Systematik selbst nie besprochen und auch nur schwer von Uneingeweihten herauszufinden; einzelne Bemerkungen über die Abtrennung von Ordnungen oder Gattungen unterbrechen gelegentlich den Lauf der eigentlich phytographischen Arbeit, die der Herausgabe eines grossen Lexikons gleicht. Es ist dies in so fern befremdlich, als JUSSIEU selbst in seinem oben erwähnten Hauptwerke nicht versäumt hat, seine Principien ausführlich zu begründen und einen Schlüssel für die von ihm befolgte Anordnung zu geben; fehlt dieser, so schwindet in derartigen

Arbeiten der eigentliche Gehalt an natürlicher Systematik und die reine Phytographie überwiegt, ob sie sich auch in das Gewand des natürlichen Systems hüllt. Aehnlich sind die Lexika kleineren Inhalts, welche unter dem Titel »Floren« über alle möglichen Länder der Erde schon erschienen sind und weiter fortfahren zu erscheinen (s. den pflanzengeographischen Theil dieser Abhandlung); diese haben auch zunächst anderen Zwecken als der Verwandtschaftsermittelung der Sippen höheren Grades zu dienen.

Methodische Phytographien, welche den Principien der natürlichen Systematik für die grossen Gruppen dienen wollen, beschränken sich gewöhnlich auf die Bearbeitung der Ordnungen (mit Aufzählung der unter jeder zusammenzufassenden Gattungen), oder auf die der Ordnungen und Gattungen in gleicher Weise, welche sie alle in grosse Reihen nach Verwandtschaft ordnen. Auf diesem Gebiete sind daher auch diejenigen Arbeiten zu suchen, welche deutliche Fortschritte des allgemeinen Systems in gesammter phytographischer Darstellung bringen.

An derartigen Arbeiten hat es in dem langen Zeitraum seit dem Durchdringen der natürlichen Methode wahrlich nicht gefehlt; es lassen sich aber hier bei der Kürze dieser historischen Relation, nur wenige zusammenfassende Werke nennen, da die Mehrzahl der einschlägigen Studien in Einzelabhandlungen oft von hoher Bedeutung für die Principien der Systematik niedergelegt sind. Doch sei wenigstens einer Sammlung solcher Einzelabhandlungen gedacht, die mehr als irgend welche andere in den ersten Decennien unseres Jahrhunderts fördernd auf das Combiniren nach natürlicher Verwandtschaft einwirkte: Die Abhandlungen floristischer und monographischer Natur von Robert Brown, deren grösste Menge in den 5 Bänden der »*Vermischten botanischen Schriften*« seit 1825 vereinigt wurde. Hier herrschte wirkliche reale Naturforschung und wurden Errungenschaften von dauerndem Werth gewonnen zu einer Zeit, wo vielfach die Speculation über das, was man unter »natürlicher Verwandtschaft« zu verstehen habe, der Forschungsweise eine schiefe Richtung zu geben drohte. Es liess sich ja damals ein befriedigender naturwissenschaftlicher Begriff nicht mit der natürlichen Verwandtschaft, die man doch überall sah und fühlte, reell verknüpfen, weil Constanz der Arten von Ewigkeit an und dennoch gleichzeitig deren »Verwandtschaft« in verschiedenem Grade ein innerer Widerspruch war. Man half sich also mit einer Anschauungsweise darüber hinweg und nannte »Typus« oder »Symmetrieplan« eine gewisse ideale Grundform, der zahlreiche (verwandte) Formen zustrebten. So konnte Elias Fries im Jahre 1835 vom System als »*supranaturale quoddam*« sprechen und behaupten, dass jede Abtheilung desselben eine gewisse »Idee« enthülle. Manche Systeme, die unter dem Einfluss solcher Anschauungen ihre ganze Anordnung darnach zu modelliren strebten und beispielsweise ihre primären Klassen als 1. »Vorleben«, 2. »Gegenwart« und 3. »Ahnung der Zukunft« für 1. Pilze, 2. Tange, Moose, Farne, Nadelhölzer, Gräser, Apetale und 3. Polypetale Dikotylen ansahen, hätten sich in philosophischer Speculation vom Boden der Thatsachen bald weit entfernen können, wenn nicht die phytographische Methode zu fest ausgeprägt und schon zu viel wirkliche Verwandtschaften aufgespürt gewesen wären.

Während die Theorie des Systems durch derartige unbegründete Ideen mehr verdunkelt als gefördert wurde, lag der wirkliche Fortschritt, abgesehen von den monographischen Arbeiten, in denjenigen Werken, welche das Pflanzenreich in Reihen von der grösstmöglichen Verwandtschaft anzuordnen und auf Jussieu's Wegen fortzuschreiten sich bemühten. Das Jahr 1830 liess in England die erste

Ausgabe von Lindley's »*Introduction to the natural system of botany*«, in Deutschland Bartling's »*Ordines naturales plantarum*« erscheinen, zwei von einander völlig unabhängige Werke, welche, jedes in seiner Weise, viel zum Ausbau des natürlichen Systems beitrugen. Lindley krönte seine Erfolge durch die 3. Ausgabe desselben Werkes unter dem Namen »*The vegetable Kingdom*« i. J. 1853, welches man meines Wissens als das erste umfangreichere, die einzelnen Ordnungen durch Analysen und Blüthenbilder praktisch erläuternde Handbuch des natürlichen Systems zur hauptsächlichen Kenntniss der Ordnungen betrachten kann, in welchem die zu jeder Ordnung gehörigen Gattungen nur, nach Unterabtheilungen geordnet, mit ihrem Namen auftreten; von besonderer Wichtigkeit für die Methode erscheint darin die hinter jeder Ordnung zugefügte Verwandtschaftskette mit mehreren anderen Ordnungen, da die Reihenbildung des Systems ja an sich nur die Beziehungen zu der voraufgehenden und folgenden Ordnung in kurzer Weise formell zeigt. In allen Ausgaben seines Werkes hatte Lindley es nöthig, gegen die in England noch immer von zahlreichen Anhängern bevorzugte künstliche Methode Linné's aufzutreten und dabei die Vorzüge der natürlichen Methode auch für die Phytographie zu schildern: »Da das natürliche System auf solche Principien basirt ist, dass alle Punkte der Aehnlichkeit zwischen den verschiedenen Theilen, Eigenthümlichkeiten und Eigenschaften der Pflanzen in Betracht gezogen werden sollen, dass daher eine Anordnung abgeleitet werden muss, bei welcher die Pflanzen am nächsten beisammenstehen, welche den grössesten Grad von Aehnlichkeit in diesen Beziehungen haben, und dass consequenter Weise die Beschaffenheit einer unvollkommen bekannten Pflanze beurtheilt werden mag nach der einer anderen gut bekannten Pflanze, so muss Jeder einsehen, dass solch eine Methode grosse Superiorität über künstliche Systeme, wie z. B. über das Linné'sche, besitzt, in denen es keine Ideencombination giebt, sondern welche reine Sammlungen isolirter Einzelpunkte sind, ohne bestimmte Beziehung zu einander«.[1])

Die von Bartling im Jahre 1830 begonnene Umarbeitung des natürlichen Systems, welche ebenfalls Jussieu's »*Diclines*« aufgelöst enthielt und die Leguminosen an die Spitze der Dikotylen stellte, wurde sehr viel bedeutungsvoller dadurch, dass Endlicher unter Vornahme vieler durch eigene Untersuchungen und Forschungen Anderer gebotener Aenderungen sie zur Grundlage eines eigenen grossen Werkes, der »*Genera plantarum secundum ordines naturales disposita* (1836—1840) machte, dem am meisten benutzten Quellenwerke für die Pflanzengattungen im Rahmen des modernen Systems bis zum Erscheinen der schon oben erwähnten *Genera plantarum* von Bentham und Hooker; und man kann von dem letzteren modernen Werke nicht einmal behaupten, dass zur Unterlage der Gattungsphytographie in ihm eine natürlichere Anordnung der Ordnungsreihen getroffen wäre, als sie Endlicher's Werk zeigt.

Da das praktische Bedürfniss am meisten nach einer allgemeinen Darstellung der Ordnungen verlangte, um diese grossen Sippencomplexe allgemein in die Phytographie, auch in alle floristischen Werke, richtig einzuführen, so sind für sie viele kleine und grössere Bearbeitungen erschienen, welche auch vielfach kleine innere Vorzüge besassen und einen allmählichen Fortschritt bekunden; da es aber hier nur darauf ankommt, die starken Säulen der Phytographie namhaft zu machen, so mag es genügen, aus etwas älterer Zeit Schnizlein's »*Abbildungen*

---

[1]) Vegetable Kingdom, Preface, pag. 8.

der natürlichen Familien des Gewächsreiches« (1843) wegen der Mannigfaltigkeit und Güte ihres analytischen Theiles zu nennen, und ebenso aus jüngerer Zeit DECAISNE und MAOUT's »*Traité général de Botanique descriptive et analytique*«[1]) (2. Ausg. 1876), welches für die Kenntniss der Ordnungen vorzügliche Werk in seiner systematischen Grundlage aus einer wiederholten Umarbeitung des zuletzt von ADRIEN DE JUSSIEU vervollkommneten ersten natürlichen Systems hervorgegangen ist.

Eine Phytographie ganz anderer Art ist als neueste, noch nicht vollendete, an den Schluss zu stellen: BAILLON's *Histoire des plantes* (seit 1868 im Erscheinen); zwar wird in ihr eine Discussion über die Gruppirung der Ordnungen selbst vermisst, aber in jeder einzelnen Ordnung wird die stufenweise Entwicklung einzelner Organe und die sich daraus für die einzelnen Gattungen ergebende Verwandtschaft oder Abtrennung in einer dem Principe natürlicher Systematik so sehr entsprechenden Weise geschildert, dass hier neben der Phytographie der Gattungen im gewöhnlichen Sinne (mit Anführung der Charaktere in hergebrachter Reihenfolge) noch als etwas ganz anderes und neues ein Eindringen in die innere Organisation jeder einzelnen Ordnung erstrebt wird, um nicht nur Kenntniss, sondern Verständniss derselben zu erreichen.

Die heutige Fortentwicklung der Phytographie. — Diese Verständnisserzielung muss unter dem Drucke moderner Naturanschauungen immer mehr sich mit dem Zwecke lexikalischer Phytographie vereinigen, soll dieselbe nach wie vor wissenschaftlichen Anforderungen genügen; in wie grosser Zahl auch zu irgend welchen von der wissenschaftlichen Praxis gebotenen Zwecken blosse Aufzählungen in kürzester und rein diagnostischer Methode in das Leben treten, sie müssen hinter sich eine solche Phytographie haben, welche zugleich den Ansprüchen der wissenschaftlichen Theorie genügt. Die Phytographie muss durchaus aufhören, in erster Linie etwas Künstliches und der Natur Zwang auferlegendes zu sein; sie soll darnach streben, die wirklichen Kenntnisse des natürlichen Systems in die durch die Natur selbst begründeten Formen zu giessen. Es ist oft schwierig, eine genügende Form für wirklich erkannte Verwandtschaftsbeziehungen herauszufinden, und die Einsicht in diese Schwierigkeiten hat oftmals Systematiker von hohem Range in alten und jüngst vergangenen Zeiten muthlos gemacht. So konnte GRISEBACH bei Besprechung zweier, eine Brücke zu mehreren Ordnungen bildenden Gattungen (*Hypseocharis* und *Biebersteinia*[2]) sagen: »Wie weit der Umfang einer natürlichen Familie zu fassen sei, ist nicht eine wissenschaftliche Frage, sondern eine Angelegenheit der Convenienz und des Herkommens. Es verhält sich damit nicht anders, wie mit der willkürlichen Umgrenzung der Sternbilder, die dazu dient, sich leichter am Firmament zu orientiren;« aber dieser Ausspruch ist weder vom Standpunkt des Systems noch der Phytographie im Princip zuzugeben, obgleich er sich nicht selten für Einzelfälle in Hinsicht auf den noch weit von Vollendung entfernten Zustand unserer Kenntnisse vollständig bewahrheitet hat. Dieser Ausspruch würde principiell richtig sein, es würde thatsächlich nur auf Uebereinkommen beruhen, in welcher Weise alle Sippen des Pflanzenreiches abzugrenzen seien, wenn bei ihrer steten

---

[1]) Dasselbe empfiehlt sich bei mässigem Preis (24 Francs) als bestes, durch reiche Holzschnittanalysen ausgezeichnet illustrirtes Handbuch zur Einführung in die gesammten natürlichen Ordnungen der Gewächse.

[2]) In den Göttinger Nachrichten 1877, pag. 498.

Weiterentwicklung alle Formen, welche jemals auf Erden existirt haben, sich unverändert geschlechtlich fortgepflanzt hätten; alsdann hätten wir zwar die Möglichkeit, das phylogenetische System rein aus der jetzt lebenden Naturwelt zu entziffern, hätten aber wegen der überall allseitig hin vorhandenen Verbindungsglieder und Uebergangsformen von einem ausgebildeten Ordnungstypus zum andern keine Möglichkeit, auch nur einmal die Hauptklassen des Pflanzenreichs an irgend einer scharf durch die Natur bestimmten Grenze abzutheilen. Wenn also, was nicht nur wahrscheinlich ist, sondern auch durch Beobachtungen bewiesen werden zu können scheint, an einzelnen Stellen des natürlichen Systems (in einzelnen Ordnungen, in gewissen Gattungsgruppen bei polymorphen Arten in einem continuirlichen Entwicklungsgebiet) ein wirklich lückenloser Zusammenhang durch Erhaltung der Uebergangsformen vorhanden ist, so gilt für diese Fälle der citirte Ausspruch GRISEBACH's in voller Strenge: hier ist es Convenienz, Grenzen zwischen Ordnungen, Tribus, Gattungen zu ziehen; man wird am besten die Grenzen dann nach den Erfahrungen aus anderen scharf in der Natur geschiedenen Sippen gleichen Ranges herleiten. Aber diese Fälle von phylogenetisch innigstem, ganz oder fast lückenlosem Zusammenhange sind im Verhältniss zu der Zahl der durch grosse Lücken von einander geschiedenen höheren Sippen sehr selten; es ist Sprachgebrauch geworden, die ersteren als »künstliche« Sippen zu bezeichnen, die letzteren als »natürliche.« Unter Hinweis auf die oben (pag. 203) gemachten Auseinandersetzungen über die Entstehung von Lücken im System und Areal ist also hier nochmals zu wiederholen, dass durch diese Lücken die Aufstellung scharf abgegrenzter Sippen zur Naturwahrheit geworden ist; es möge nur noch einmal auf die Moose, auf die Klassen der gefässführenden Sporenpflanzen, die Cycadeen und Coniferen hingewiesen werden als auf Beispiele, welche die schärfste Abtrennung zeigen. Der Systematiker, welcher die Verwandtschaften aufsucht, muss bei eben dieser Arbeit auch die in der Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreichs entstandenen Lücken finden; wie er als Phytograph (denn natürlich sind Systematiker und Phytographen von Haus aus dieselben Leute und eine Arbeitstheilung zwischen ihnen ist an sich undenkbar) die verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Sippen auseinandersetzt, muss er die beobachteten Lücken zu ihrer Trennung benutzen; hier schlägt er die Grenzpfähle der Klassen, Ordnungen, Gattungen, Arten, ein, und wo wirklich Lücken in der Natur entstanden sind, ist die Abgrenzung kein gegenseitiges Uebereinkommen, sondern liegt in der Sache selbst begründet. Aber die richtige Würdigung der Grösse dieser Lücken ist schwieriger und wird am meisten verschiedene Beurtheilung bei den Systematikern erfahren; wo dieser eine Gattungsgruppe abgegrenzt zu sehen glaubt, wird jener ein Intervall zwischen zwei Ordnungen zu erblicken glauben, und in diesem Punkte liegt wiederum der reichste Stoff für »Convenienz« des Verfahrens vor, der sich aber bei fortgesetzten genauen Arbeiten immer mehr lichten muss.

Bei der Umfänglichkeit der Untersuchungen im wahren Sinne der natürlichen Methode hat sich die Systematik auch jetzt noch oft genug eines streckenweis eingeschobenen, viel leichter zu vollendenden künstlichen Verfahrens bedient. Man greift dabei aus der Fülle der vorhandenen Merkmale irgend eins, z. B. die Ausbildung der Frucht, heraus und benutzt dieses zur Eintheilung der Sippe, beispielweise einer Ordnung. Wenn dann später die auf diesem Wege erzielten Unterabtheilungen (also Tribus und Gattungen) bei der fortgesetzten Untersuchung auf natürlichem Wege, d. h. bei Berücksichtigung der vollen Entw [illegible] des einzelnen Gliedes in dieser Ordnung, sich stichhaltig erweisen, dann ist das Ergreifen des einen Merkmales ein genialer Gedanke für die betreffende Ordnung gewesen und es steht mit der Natur selbst im Einklang; andern Falls ist zu ändern. Ich glaube, dass die Phythographie im Anschluss an wahre Systematik noch innerhalb einer grossen Mehrzahl von Ordnungen der Blüthenpflanzen ausserordentlich viel zu ändern haben wird, dass in sehr vielen noch eine grosse Portion von Künstlichkeit steckt.

Vor allen Dingen muss die Phytographie sich ganz allgemein zu einer stärkeren Subordination der Sippen verständigen, als es bis jetzt meist der Fall gewesen ist, weil sie nur dadurch der systematischen Erkenntniss gerecht werden kann. Auch werden dadurch am leichtesten so viele Streitigkeiten beigelegt. Da existiren in gut bekannten Ordnungen Reihen von stark geschiedenen Gattungen A, B, C, D . . . .; Jeder erkennt dieselben an; die Gattung B gliedert sich vielleicht in drei Gruppen, deren jede einzelne a, b, c, wenn man sie zu einer eigenen Gattung erhöbe, viel weniger unter sich als von A, C oder D verschieden wäre; eine Auflösung der Gattungsreihe A, B, C, D . . . . in eine solche A, a, b, c, C, D . . . . führt daher zu einer starken Ungleichförmigkeit. Hier hebt eine nie enden wollende Meinungsverschiedenheit darüber an, welche Darstellung die richtigere sei. Das Natürliche kann aber nur in einer Subordination, also in einer Reihe A, B (Untergattungen a, b, c), C, D . . . . gesucht werden.

Ferner gehört sich für ausgedehnte phytographische Arbeiten, welche dem natürlichen System gerecht werden wollen, die Ergänzung der Reihenaufzählung durch Beschreibung oder einfache graphische Methode, wie sie LINDLEY 1853 für den damaligen Standpunkt der Kenntnisse so glücklich seinen Ordnungen[1]) hinzufügte; jede Ordnung versammelt dabei um sich selbst als Mittelpunkt der verwandtschaftlichen Beziehungen die übrigen in directer Affinität stehenden Ordnungen oder deren Untertheile, wobei nur sorgfältig zwischen wahrer (phylogenetisch-morphologischer) Verwandtschaft und repräsentativer Aehnlichkeit unterschieden werden muss (s. pag. 274—275); am Mangel dieser Unterscheidung sind viele Verwandtschaftskreise von LINDLEY gescheitert.

In Rücksicht auf diese Anforderungen, welche wissenschaftliche Phytographie erfüllen soll, kann man nicht umhin, den Zustand der grossen phytographischen Sammelwerke neuester Zeit als noch ziemlich mangelhaft zu bezeichnen; diese Kritik kann sich selbstverständlich nur darauf beziehen, dass man den Maassstab des natürlichen Systems an sie anlegt, während vielleicht ihre Autoren nur eine handliche Zusammenstellung für die wissenschaftliche Praxis, einen kurz gefassten Codex, haben herausgeben wollen. So ist z. B. in BENTHAM und HOOKER's vielbenutzten *Genera plantarum* der Zustand der »*Genera anomala*«, die so oft Reste älterer Ordnungen zu bedeuten scheinen, sehr kurz abgemacht, indem sie irgendwo an andere Ordnungen angehängt sind, wo es einigermaassen der abgesteckte Charakter zu erlauben schien. Die Subordination ist nicht besonders stark angewendet, indem weder Unterordnungen noch Untergattungen zu Tage treten und dadurch viel Streitigkeiten hinsichtlich der formellen Abgrenzung neu erweckt statt geschlichtet sind. Die wenigen Worte über die natürliche Verwandtschaft fallen fast weg gegenüber der gleichförmigen Aufzählung der Charaktere; sie rechnen aber auf schon vorhandenes systematisches Verständniss und sind in diesem Sinne schwerwiegend. Fast nie wird die Anatomie in den Kreis der

---

[1]) In dem oben erwähnten Vegetable Kingdom.

Betrachtung gezogen, die doch hinsichtlich der erblichen, nicht in einer Erdperiode durch Anpassung erworbenen Charaktere mit der Organographie gleiche Berechtigung hat. Die tiefliegenden Beziehungen zwischen Ordnungen und ihren geographischen Entwicklungsgebieten sind nicht zum Studium gemacht. — In diesen Beziehungen also ist das mit Recht berühmte Werk mehr phytographisch als systematisch abgefasst, wozu die Autoren natürlich volles Recht besassen; man darf wohl den Wunsch nach umfangreichen Werken im eigentlichen Sinne der höheren Systematik hegen, wie einst AGARDH ein solches wenigstens für die Ordnungen zu verfassen sich bemühte,[1]) aber man braucht deshalb nicht die vorhandenen, der wissenschaftlichen Systematik als Säulen dienenden phytographischen Arbeiten zu tadeln, wenn diese nur in diesem Sinne gut sind. Die Lücke in der Literatur muss allerdings betont werden.

Wie schon öfter in neuerer Zeit, hat jüngst RICHTER in einer besonderen Schrift[2]) die Systematik wegen der von ihr eingeschlagenen Bahnen scharf verurtheilt. Viele dieser Vorwürfe widerlegen sich zwar durch die vorhandene Literatur, die in ihrer Gesammtheit doch einen höheren Standpunkt behauptet, als der gegnerischen Seite bekannt zu sein scheint; viele Vorwürfe sind berechtigt, bei anderen endlich kann man nicht einsehen, wie es besser gemacht werden soll. Die Methoden der Systematik selbst haben in jüngster Zeit wahrlich nicht stillgestanden und sind durch die phylogenetische Betrachtungsweise der Morphologie zum neuesten Fortschritt gelangt; hier kommt es nur darauf an, dass sich genügende Kräfte finden, um die in grosser Geschwindigkeit neu auftauchenden Fragen zu behandeln. — Die Phytographie ist im Rückstande geblieben, weil sie am liebsten fortgefahren hat, in der früheren, wenn auch noch so sehr im Wissen und Ausdruck vervollkommneten Weise Beschreibungen zu sammeln, ohne auf die neu aufgetauchten richtigen Gesichtspunkte einzugehen. Auch darüber kann man sich nicht wundern, wenn man bedenkt, dass noch immer die meisten und besten Kräfte der Arbeiter auf diesem Gebiete durch die neuen Entdeckungen in fremden Ländern in Anspruch genommen werden, um nur rasch den ganzen Schatz von Pflanzenformen der Erde zu analysiren, den natürlichen Ordnungs- und Gattungssippen einzuverleiben und so das systematische Material in bearbeitungsfähiger Weise zu ordnen. Dass das nicht immer so weiter gehen wird, ist selbstverständlich, und A. DE CANDOLLE hat sehr richtig erkannt, dass nunmehr durch Vertheilung des Arbeitsmaterials unter viele Kräfte, welche sich mit aller Vertiefung in dasselbe dem monographischen Studium widmen sollen, der Systematik eine erhöhte Bedeutung zu verleihen sei, und hat daher — wie oben (pag. 281) erwähnt, die Reihe der *Monographiae Phanerogamarum* eröffnet.

RICHTER scheint es für möglich zu halten, dass die Systematik und Phytographie in getrennter Weise vorwärts kommen können, so nämlich, dass der Phytograph, statt nur die unterscheidenden Merkmale seiner Sippen anzugeben, auf jede, auch die kleinste Eigenschaft der Pflanze Rücksicht nehmen und dieselbe in allen ihren Eigenthümlichkeiten bis ins kleinste Detail möglichst eingehend beschreiben soll, damit der Systematiker aus diesen Vorarbeiten den verwandtschaftlichen Zusammenhang herleiten könne. Zu diesem Zwecke werden dem Phytographen 6 Regeln zur Beachtung empfohlen[3]), die ihm allerdings eine ungeheure Arbeitslast aufbürden, aber doch kein Ergebniss versprechen. Denn ein solches ist immer nur zu erhoffen, wenn ein Systematiker die charakteristischen Züge der Sippe, die er gerade in Arbeit hat, Stück für Stück und in allen Beziehungen, gewiss auch in ihrer ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklungsgeschichte, in dem ganzen Formenkreise selbst untersucht, dabei das Wesentliche vom Unwesentlichen selbst zu unterscheiden lernt, die verwandtschaftlichen Uebergänge gerade so wie die Trennungen auffindet, und nun die Errungenschaften seines Studiums in einer der natürlichen Systematik am besten entsprechenden phytographischen Methode selbst darlegt. Hinsichtlich der letzteren wird es jetzt allgemein Sitte, in einem abhandelnden Theile zunächst den Leser in den bearbeiteten Formenkreis belehrend einzuführen, und dann erst die allgemeinen und unterscheidenden Merkmale in präciser Form bei den kleineren Gruppen des ganzen Formenkreises gleichmässig durchzuführen. Dies ist unzweifelhaft ein zweckmässiges Verfahren, welches der wissenschaftlichen Theorie wie Praxis in gleicher Weise Rechnung trägt, und ist z. B. von BAILLON in seiner oben erwähnten *Histoire des plantes* im grossen Maassstabe angewendet. —

---

[1]) Theoria Systematis plantarum; Lund 1858.

[2]) Die botanische Systematik und ihr Verhältniss zur Anatomie und Physiologie der Pflanzen; Wien 1885.

[3]) A. a. O., pag. 148--149.

Wie übertrieben aber auf dem Gebiete der Systematik die Anschauungen sowohl als die Forderungen in neuester Zeit werden können, zeigt recht deutlich eine andere Stelle aus RICHTER's Kritik der modernen Systematik,[1]) in der der Kritiker nach Besprechung von LINNÉ's System hinzufügt: »die gesammte Thätigkeit der Systematiker vor DARWIN, d. h. zu der Zeit, als man die Constanz der einzelnen Species und ihre gegenseitige Unabhängigkeit von einander als unerschütterlich feststehend annahm, hat vom heutigen Standpunkt der Wissenschaft aus betrachtet, keinen andern Werth, als den einer rein empirischen Einsammlung von Material, also dieselbe Bedeutung, welche wir heute der Phytographie zuschreiben . . .« Es sei nochmals betont, dass die heutige Systematik durch die Epoche des Auftretens und Durchdringens der descendenztheoretischen Anschauungen hindurch sich im vollständigsten Anschluss nach rückwärts an die Arbeiten von AGARDH, ENDLICHER u. s. w. bis JUSSIEU befindet, wenn diese Schriftsteller auch sämmtlich in der Erklärung der natürlichen Verwandtschaft irre gingen.

Mit Recht ist für die natürliche Systematik in neuerer Zeit verlangt, dass sie sich viel mehr als bisher um die vergleichende Anatomie bekümmere. Man kann nicht sagen, dass sie dieselbe von jeher vernachlässigt hätte; schon P. DE CANDOLLE's Unterscheidung von Gefässpflanzen und Zellenpflanzen zeigt das Gegentheil, zeigt sogar die Anwendung in der Phytographie; und man muss nicht immer nur die Bücher, in welchen Ordnungen und Gattungen des Pflanzenreichs aufgezählt werden, zur botanischen Systematik rechnen, sondern ebenso Abhandlungen über einzelne Kapitel der vergleichenden Morphologie, wie z. B. EICHLER's »Blüthendiagramme,« und also auch die der vergleichenden Anatomie; die Anatomie schlechthin hat sich nur in dem Punkte meistens noch ungefügig gezeigt, als sie neben dem systematischen Material auch das biologische, die durch Wechselwirkungen des Klimas und Pflanzenlebens in vielleicht oft kurzer Zeit erworbenen Merkmale nicht stark inhärenter Art ungeordnet darbietet. Die Phytographie hat daher einstweilen weniger Veranlassung nehmen können, von unsicherer Grundlage aus die Anatomie zu benutzen; doch sind schon einzelne Fälle vorgekommen, wo die monographische Umarbeitung einer Ordnung sich ebenso auf den anatomischen Bau als auf die Blüthenstruktur stützte; in anderen Fällen ist die Behandlung der Sprossfolge in den Vegetationsorganen Veranlassung zu Erwägungen geworden, ob die dadurch erzielte Eintheilung nicht zu verbinden sei mit der aus den Blüthenorganen gewonnenen, oder ob, wenn sie sich widersprechen, die Sprossfolge nicht als ein inhärenterer Charakter zu betrachten sei. Es kommt also nur darauf an, dass die vergleichende Methode, ob in der Organographie der Blüthe, der Vegetationsorgane oder in beider Anatomie, sichere Grundlagen errichte, so wird die Phytographie von selbst auf die gewünschte Höhe und Vielseitigkeit gelangen, da sie ja ein Ausfluss der gewonnenen allgemeinen Kenntniss der Sippen ist. Immer allerdings muss die Phytographie zum Ausdruck Kürze und Bestimmtheit wählen, sofern die von ihr gelieferten Uebersichten nicht den Charakter als solche verlieren sollen.

Die für die Nomenclatur festgesetzen Regeln. — Um sich zu verständigen, hat man seit ältester Zeit den irgendwie erkannten Sippen bestimmte Namen gegeben. Es ist im Interesse der Klarheit zu jeder Zeit, und im Interesse der längeren Brauchbarkeit von Werken aus älterer Zeit, wünschenswerth, dass die einmal gegebenen Namen möglichst wenig verändert werden und dass sie eine internationale Gültigkeit besitzen. Aus dem Grunde werden die Namen in lateinischer Sprache gegeben, und es sind von Linné Principien festgesetzt, welche der conservativen Richtung in Hinsicht auf das Nomenclaturwesen formellen Ausdruck verleihen. Diese Principien sind wiederholt auf Schwierigkeiten, die sich in der späteren Praxis herausgestellt hatten, geprüft worden und haben Zusätze erfahren; ihre neueste Fassung liegt zur Beachtung der phytographischen Botaniker aller Nationen in den »*Lois de la Nomenclature botanique*«[1]) vor, welche zur Durchberathung auf dem internationalen Congress für Botanik zu Paris, am 16. August 1867, vorgelegt und angenommen sind. Fasst man aber die gegenwärtige Lage kurz zusammen, so kann man sagen, dass in den hier neu sanctionirten Principien des strengsten Conservatismus für die moderne Phytographie Fesseln geschmiedet sind, welche unzweifelhaft mit an ihrem langsamen Fortschritte hinsichtlich der hohen Ziele der Systematik die Schuld tragen.

---

[1]) A. a. O., pag. 167.

Es braucht ja nicht erst betont zu werden, dass bei der Namengebung keine Naturgesetze, sondern nur Zweckmässigkeitsregeln zu beachten sind; die Natur kennt keine Namen, sondern nur die Sippen verschiedenen Grades, und alle Nomenclaturregeln müssen als unbrauchbar betrachtet werden, welche der freien Ausübung der Forschung in den Subordinationen der Verwandtschaftsverkettungen hindernd im Wege stehen. Das aber ist wirklich vielfach der Fall, und so regt sich denn auf vielen Seiten ein nur zu sehr berechtigtes Aenderungsgelüste, welches in vernünftigen Schranken gehalten der Phytographie unzweifelhaft einen neuen Impuls verleihen wird. Denn, um es kurz zu sagen: die Regeln, welche Linné in seiner *Philosophia botanica* in sehr scharfsinniger Weise für die von ihm richtig vorausgesehene nächste Zukunft aufstellte, wurden gegeben und innegehalten unter dem Dogma der Constanz der Arten; das Dogma ist längst gefallen, die alten Regeln aber sind künstlich festgehalten, und dies führt zu inneren Widersprüchen. An sich ist es ja ganz gleichgültig, wie eine Sippe benannt ist; man hat auch von vornherein darauf verzichtet, die Namengebung der Pflanzen irgendwie logisch rationell zu machen, obgleich man sich bemüht, mit dem Namen am liebsten irgend einen auffälligen Zug zu verbinden, und obgleich geradezu falsche Namen, solche z. B., welche ein ganz falsches Florenreich als Vaterland angeben[2]), einfach verworfen werden müssen. Aber darauf kommt es sehr an, dass Jeder unzweifelhaft wisse, welche Sippe mit bestimmtem systematischen Charakter unter einem bestimmten einmal gegebenen Namen zu verstehen sei. In so fern ist, um die Hauptsache zu betonen, mit Richter, welcher die Namensgebung in der Phytographie einer sehr berechtigten Kritik jüngst unterzogen hat[3]), als Hauptgrundsatz für unsere Zeit hinzustellen: es solle das bisher vor allen anderen festgehaltene Princip, den ältesten Pflanzennamen für eine Sippe gültig sein zu lassen, sich dem Principe unterordnen, dass der unzweideutigste Name gültig werde.

Glücklicher Weise sind die Nomenclaturregeln fast nur auf die Namen der Arten und Gattungen ausgedehnt. Auch das liegt in der historischen Entwicklung aus LINNE's »*Philosophia botanica*«, begründet, welche Unterarten und Untergattungen als natürliche Complexe nicht kannte und die *Ordines naturales* nur ahnte. Ueber die Namensgebung dieser Sippen ist daher nichts gesagt, und es hat da immer eine viel grössere Freiheit gegolten. Man kann nicht merken, dass durch dieselbe die Wissenschaft geschädigt wäre; im Gegentheile darf man glauben, dass dem Verfahren bei der Namensgebung der Ordnungen, ihrer Tribus und der Gattungssectionen entsprechend auch die Gattungen und Arten behandelt werden könnten. Die letzteren gelten als die eigentlichen Träger des Namens, indem die Bezeichnung von z. B. *Dryas octopetala* L. stillschweigend noch das Wissen voraussetzt, dass diese Pflanze eine Dikotyle aus der Klasse der Senticosen (oder Rosifloren), Ordnung der Dryadineen sei. Für die Ableitung der Namen dieser höheren Rang einnehmenden Sippen aus Gattungsnamen oder für Erwählung besonderer neuer Eigennamen, hat sich allmählich in der Phytographie ein ziemlich gleichartiger Modus herausgebildet, der allerdings der Neigung des Einzelnen noch immer viel Spielraum lässt. Ich selbst möchte empfehlen, die Sippennamen in folgender Weise zu formuliren:

---

[1]) Rédigées par A. de Candolle; Paris 1867.

[2]) So war es z. B. mit der virginischen *Asclepias syriaca* L. der Fall, welche darnach in *A. Cornuti* umgetauft wurde.

[3]) Die botanische Systematik und ihr Verhältniss zur Anat. u. Physiol. (1885), pag. 150 bis 159.

1. Die grossen Entwicklungsreiche der Pflanzen führen die in der Wissenschaft seit lange eingebürgerten Namen weiter; es sind dies also für die Blüthenpflanzen die Namen: *Monocotyledoneae*, *Dicotyledoneae*, *Gymnospermae*.

2. Deren Divisionen werden durch ihren hauptsächlichsten morphologischen Blüthen-Charakter bezeichnet, also z. B.: *Monochlamydeae*, *Gamopetalae*, *Calyciflorae*.

3. Die Klassen oder Ordnungsreihen werden, wenn es irgend angeht, durch Eigennamen bezeichnet, welche nicht von einer Gattung abgeleitet sind; Beispiele: *Palmae*, *Compositae*, *Leguminosae*, *Bicornes*, *Nuculiferae*, *Senticosae*. Sind — aus Mangel einer schon in der Botanik bekannten Allgemeinbezeichnung — Gattungsnamen zur Ableitung des Klassennamens nicht zu vermeiden, so charakterisirt sich der letztere durch die Endung *oideae;* z. B.: *Cyperoideae*, *Aroideae*. — Die Unterklassen, wo sie formell nothwendig sind, werden in ihrer Nomenclatur wie die Klassen selbst behandelt.

4. Die Ordnungen (oder natürlichen Familien[1]) werden nach hervorragenden Gattungen ihrer Sippe benannt (tragen nicht Eigennamen wie die Klassen) und führen als Zeichen ihres Ranges die Endungen *aceae* oder *ineae;* die Entscheidung zwischen diesen beiden Endungen geschieht sprachlich nach der Bildung des Genitivs. Beispiele: *Brassicaceae*, *Ranunculaceae*, *Jasminaceae*, *Orchidineae*, *Salicineae*. — Da diese Namen etwas schwerfällig klingen, so kürzt man sie in rascher Sprachweise, da wo Irrthümer nicht zu befürchten sind, nach Bedürfniss um eine Silbe ab (z. B. Orchideen).

5. Die Unterordnungen werden nach ihren typischen Gattungen bezeichnet und lauten auf *inae* aus; Beispiele: *Eupatorinae*, *Borassinae*, *Caricinae*.

6. Die Tribus werden nach ihren typischen Gattungen benannt mit verkürzter Endung auf *eae;* Beispiele: *Areceae*, *Brassiceae*, *Ranunculeae*, *Veroniceae*.

7. Die Gattungen sind Eigennamen, mit Schärfe und Unzweideutigkeit

---

[1] Seit alter Zeit ist der Begriff *Ordo naturalis* und *Familia naturalis* völlig synonym, ihre Bezeichnung als »*Ordines*« gebräuchlicher gewesen. Die grossen Phytographien der neueren Zeit zeigen dieselbe Bezeichnung als »*Ordines*« (ENDLICHER, HOOKER und BENTHAM). Es erscheint daher als eine unnöthige und unzweckmässige Aenderung, wenn in jüngster Zeit die Bezeichnungen »Ordnung« und »Familie« in diesem oder jenem Werke subordinirt erscheinen, in dem *Ordo* alsdann an Stelle von *Classis* gesetzt ist.

nach den Nomenclaturregeln aus den für die jeweilige Gattungssippe möglichen Namen ausgesucht. Die zuerst seit dem Erscheinen von LINNÉ's *Genera und Species plantarum* in das Leben getretenen und in der Botanik eingebürgerten Namen haben an sich vor anderen Namen den Vorzug. (Siehe die folgenden Zusätze über etwaige Einschränkungen). Gattungen, welche von 3—6 als Beispiele benutzt sind: *Cyperus, Arum, Brassica, Ranunculus, Jasminum, Orchis, Salix, Eupatorium, Borassus, Carex, Areca, Veronica.*

8. Die Untergattungen sind ebenfalls Eigennamen, auf deren Anwendung und Erhaltung die Nomenclaturregeln wie auf die Gattungsnamen Bezug haben. Je nach dem Urtheile der Phytographen werden die Namen der Untergattungen, sofern das natürliche System es fordert, zu Gattungsnamen, und umgekehrt. Beispiele: *Munbaca, Ayri, Tucuma* und *Malybo,* 4 Untergattungen von *Astrocaryum, Syagrus* und *Glaziova,* Untergattungen von *Cocos.* Sollen sie formell als Untergattungen hervortreten, so wird ein * vor den Namen gesetzt.

9. Die Gattungssectionen werden ihrem systematischen Charakter nach als Adjectivbezeichnungen aufgeführt; z. B. *Veronicae spicatae, Parnassiae fimbripetalae.* Der Name der Gattung braucht, als selbstverständlich, dabei nicht wiederholt zu werden.

10. Die Rotten werden ohne eigenen Namen nach der wichtigsten Art mit dem Vorsatz T. p. (= *Typus polymorphus*) bezeichnet; welche Art als charakter- und namengebend auszuwählen ist, geht aus den Resultaten der phylogenetischen Betrachtungsweise für den Verwandtschaftskreis hervor. Beispiel (aus der oben, pag. 232, ausführlich besprochenen Entwicklungsreihe von der Untergattung *Tubocytisus*): *T. p. Cytisus austriacus, supinus, hirsutus* und *T. p. Cytisus ratisbonensis.*

11. Die Arten führen, wie seit LINNÉ üblich, den Namen ihrer Gattung mit beigefügtem Adjectiv oder Substantiv. Die zuerst seit dem Erscheinen von LINNÉ's *Species plantarum* im Jahre 1753 in das Leben getretenen und in der Botanik eingebürgerten Namen haben an sich vor anderen Namen den Vorzug. Beispiel: *Dryas octopetala.*

12, Die Unterarten werden wie die Arten bezeichnet, haben in ihrer Nomenclatur dasselbe Anrecht auf conservativen Schutz mit Berücksichtigung der Priorität wie die Arten, und können je nach dem Urtheil der Phytographen ohne Namensänderung zum Artrange erhoben werden; (ebenso umgekehrt). Formell unterscheiden sich die Unterartnamen durch ein dem Gattungsnamen folgendes *; z. B.: *Dryas *integrifolia.*

13. Die Spielarten werden mit dem Zusatz »*var.*« als Adjectivbezeichnungen hinter dem vollen Namen ihrer Art- oder Unterart-Sippe aufgeführt; Beispiel: *Astrocaryum Paramaca, var. platyacanthum.*

Die Aufführung der unter 10. genannten »Rotten« wird in den Phytographien die Uebersicht wesentlich klären, zumal damit keine neuen Namen in die Botanik eingeführt werden sollen, welche immer als ein Ballast zu betrachten sind. Die Rotten sollen das Studium erleichtern, indem sie den Blick von den oft minutiösen Artunterschieden innerhalb der Rotten ablenken auf die viel leichter zu überschauenden Charaktere der Hauptarten. Oft fällt natürlich eine »Rotte« mit dem Begriff einer »allseitig rings scharf umgrenzten Art« völlig zusammen; um so besser. Für kurze Uebersichten der Floren, für den Schulunterricht u. s. w., sollte man immer nur die Species-Eintheilungen bis zum Range der *Typi polymorphi* herab vornehmen.

Beispiel. In der deutschen Flora sind *Circaea lutetiana, C. intermedia* und *C. alpina* nahe verwandte Arten, deren Unterscheidung zumal an den Grenzen von *C. intermedia* und *lutetiana* oft nicht recht natürlich ist. Die Vermuthung liegt nahe (aus Gründen der geographischen Verbreitung), dass *Circaea alpina* die Stammart sei, aus der sich wahrscheinlich erst in jüngerer Zeit die anderen Arten abgeleitet haben. Ebenso verhält sich dazu die *Circaea pacifica* in den Bergländern des westlichen Nord-Amerikas *(Flora of California*, I, 234). Fasst man alle diese Arten unter der »Rotte« *T. p. Circaea alpina* zusammen, so ist für vielfältige Betrachtungen, bei denen die specifischen Charaktere nicht in ihren letzten Einzelheiten aufzutreten brauchen, dadurch der Weg gebahnt und das Material gesichtet.

Die Priorität der zuerst, seit dem hinsichtlich der Nomenclatur als Norm festgehaltenen Erscheinen der *Species plantarum* LINNÉ's im Jahre 1753 aufgestellten Namen, welche die Botanik vor unnützen Namensänderungen bewahren sollte, ist in neuerer Zeit für einige Autoren Anlass geworden, die vergessenen Werke des vorigen Jahrhunderts an das Licht zu ziehen und auf Priorität beanspruchende Namen zu durchsuchen; dadurch sind viele Namensänderungen veranlasst worden, die Niemandem Nutzen gebracht, wohl aber manche Verwirrung herbeigeführt haben, und welche nur diejenigen befriedigen, welche glauben, dass die seit 1753 geschaffenen Pflanzennamen wie ein Heiligthum bis an das Ende der Welt aufbewahrt bleiben sollten. Von den Autoren, welche diese vergessenen Namen früher ersonnen, wird diese Arbeit vielleicht nur der kleinste und jedenfalls der am wenigsten mit wahrer Naturforschung im Zusammenhang stehende Theil gewesen sein, und wenn ihr Werk in Vergessenheit kam, dann brauchen ihre Namensgebungen auch nicht mehr zum Schaden der jetzigen Wissenschaft wieder aufgefrischt zu werden. Um deswillen habe ich unter 7 und 11 den Zusatz gemacht, dass nur die in der Botanik eingebürgerten Namen ein Vorrecht hinsichtlich ihres Alters haben sollen, ein Zusatz, den jeder Phytograph anzuwenden wissen wird.

Die vielen Synonyme, an denen die Botanik leidet, entstehen ganz natürlich im Laufe der Entwicklung der Wissenschaft dadurch, dass mehrere Autoren unabhängig von einander dieselbe Pflanze oder Bruchstücke derselben Pflanze in das System einrangiren, ohne von den gleichen Arbeiten der Anderen Kenntniss zu haben. Palmen z. B. sind nicht selten nur nach der Kenntniss ihrer Frucht zu eigenen Gattungen erhoben und als solche phytographisch dignoscirt; jetzt findet vielleicht später ein Reisender dieselbe Palme blühend, aber ohne Früchte, in ihrer Heimat, bemerkt, dass Blüthen und Blätter der Art noch nicht in der Literatur angegeben waren (denn es war ja vordem nur von ihrer Frucht die Rede) und liefert eine neue, viel vollständigere Beschreibung von derselben Palme unter einem zweiten Namen. Erst viel später wird vielleicht entdeckt, dass auch die zuerst gemachte Fruchtbeschreibung mit zugehörigem Namen zu dem zweiten Namen gehört; dann soll, da auf den Namen selbst ja an sich nichts ankommt, doch der erste Name beibehalten und der zweite eingezogen werden, sofern (nach meinem Zusatze!) der zweite Name nicht inzwischen in der Botanik längst eingebürgert und allseitig im Gebrauch befindlich, der erste Name aber bei seiner mangelhaften Unterlage stets unbekannt geblieben ist. Was nützt es, wenn man sich in letzterem Falle den Zwang einer Umänderung auferlegen wollte? Die Namen sind zu unserem Gebrauche, aber nicht unsere Mühe und Arbeitskraft zum Studium der Namen da.

Namensänderungen, oder vielmehr Hinzufügungen neuer Namen zu den alten, dürfen nach meiner Meinung nur veranstaltet werden, wenn das phytographische System zum Ausdruck des ungleichen Ranges verschiedener Sippen ihrer bedarf

Ein Beispiel mag dies erläutern: Die grosse tropisch-amerikanische Gattung *Cocos* ist sehr formenreich; ein kleiner Formenkreis von ihr zeigt sich besonders abweichend und ist schon lange unter dem Namen *Glaziova* hervorgehoben. Stellt man *Glaziova* als besondere Gattung *Cocos* gegenüber, so ist die Sache damit abgethan. Hält man aber ihre Unterschiede im Vergleich mit den übrigen Verwandten der Gattung *Cocos* für zu gering, so bildet *Glaziova* eine Untergattung; nunmehr ist es nöthig, die übrigen Gruppen von *Cocos* ebenfalls zu einer oder mehreren Untergattungen zu erheben und für sie eventuell neue Namen zu erfinden. Neue Namen zu erfinden ist in diesem Fall nicht nöthig, da solche schon vorliegen, und so werden diese: **Langsdorffia*, **Syagrus*, **Platenia* mit * *Glaziova* zusammen die Untergattungen zu bilden haben. Hält man diese Gliederung für natürlich, so muss man ihr conform auch die übrigen Cocoineen-Gattungen abgrenzen. Da sind nun *Attalea*, *Maximiliana* und *Scheelea* Formenkreise, welche unter sich genau so zusammenhängen, wie die genannten 4 Untergattungen von *Cocos* unter sich. Jetzt würde es also nöthig werden, diese drei unter einem gemeinsamen Gattungsnamen zusammenzufassen, zu dem sich der älteste von ihnen, *Attalea*, aus vielerlei Gründen am besten empfiehlt. Für die Arten, welche jetzt zu *Attalea* im engeren Sinne, nämlich nach Ausschluss von *Maximiliana* und *Scheelea* von dieser Gattung, gerechnet worden sind, wird dadurch aber ein eigener Untergattungsname nöthig, den ich mit **X* bezeichnen will. Wir haben dann diesen Kreis von Palmen unter *Attalea*, mit **X*, **Maximiliana* und **Scheelea* als Untergattungen, ganz gleichwerthig wie *Cocos* zusammengezogen und in sich gegliedert. — Nun gehen aber die Ansichten über solche Gliederung sehr leicht auseinander und ein anderer Autor könnte leicht Neigung verrathen, einen Theil der Untergattungen als selbständige Gattungen neben *Cocos* und *Attalea* aufzustellen: wenn er dazu gute Gründe hat, mag er es thun; alle Speciesnamen, die dann bisher unter *Cocos* und *Attalea* selbst aufgeführt wurden, fallen dann ohne weiteres an die betreffenden selbständig gemachten Untergattungen. Hier muss Freiheit bestehen, seine Meinung kurz auszudrücken, und man muss die Schwierigkeiten, welche die verschiedenen und sich allmählich klärenden Ansichten über Coordination und Subordination einzelner Sippen für die Namensgebung mit sich bringen, ertragen, muss also z. B. den Namen *Glaziova insignis* für ebenso berechtigt halten als *Cocos insignis*, bis eine Einheit der Meinungen sich allmählich, schon durch die Gewalt des Usus, herausgestellt hat.

Die Sache wäre auch viel einfacher und hätte zu viel weniger Streitfragen geführt, käme nicht die Citirung der Autoren hinter den Namen dazu. Dadurch wird nun den Namensgebungen auch — leider! — eine persönliche Bedeutung beigelegt; man spricht von den »Verdiensten« eines Schriftstellers, die es nöthig machen, seinen Namen hinter dem einer Species auch womöglich dann noch zu nennen, wenn er dieselbe ganz falsch erkannt und in einer ganz unzugehörigen Gattungssippe untergebracht hat. Für mich giebt es nur einen Gesichtspunkt in dieser Angelegenheit, den nämlich, dass der Autorname nichts bedeutet als einen abgekürzten Literaturhinweis und ohne Literatur überhaupt hinfällig ist. So ist die Auffassung auch in älteren Phytographien gewesen weit in unser Jahrhundert hinein, bis in neuester Zeit erst der merkwürdige, oft geradezu schwindelhafte Streit um die Autorschaften und Autorencitate begonnen hat. — Als Beispiel richtigen Citirens der Autoren theile ich die Diagnosen der drei oben (pag. 212 mit Figur 1) besprochenen *Dryas*-Formen aus HOOKER's *Flora borealiamericana* I. 174 mit:

1. *D. octopetala; foliis oblongo-ovatis profunde crenato-serratis basi obtusis subtus albo-tomentosis venis nudiusculis prominentibus, calycis segmentis linearibus (floribus albis).* — LINNÉ Sp. Pl. pag. 717.

2. *D. integrifolia; foliis oblongo-ovatis basi latioribus cordatis integerrimis seu inferne solummodo paucidentatis subtus albo-tomentosis vix venosis, calycis segmentis linearibus, (floribus albis).* — VAHL, Act. Soc. Hafn. IV. prs. II., pag. 177.

3. *D. Drummondii; foliis ellipticis basi subattenuatis crenato-serratis subtus venisque prominentibus niveo-tomentosis, calycis segmentis ovatis, (floribus luteis).* — RICHDSON. Mss. — HOOK. in Bot. Mag. t. 2972.

Es ist hier ganz richtig und unerlässlich auf die phytographischen Werke, selbst auf die Sammlungsetikette von RICHARDSSON hingewiesen, wo die Speciesnamen zuerst angewendet sind; aber man sieht, die eigentliche Arbeit der Diagnose fällt HOOKER als neuem Autor zu. Ich selbst ziehe, wie pag. 256 ausführlich besprochen wurde, Art 1 und 2 zusammen und stelle dieser Sammelart *D. Drummondii* gegenüber, verwandle daher den ersten Artnamen in den ebenfalls von VAHL herrührenden Unterart-Namen *D.* **chamaedryfolia*; daher ist meine Auffassung von LINNÉ's *D. octopetala* eine andere als die von HOOKER, mein Artbegriff ist weitergehend, da er auch *D. integrifolia* mit in sich schliessen soll. Jede dieser Meinungen ist gleich berechtigt, denn LINNÉ hat *D. integrifolia* selbst nicht gekannt.

Es ist übrigens nach dem Geiste der Phytographie LINNÉ's wahrscheinlich, dass dieser *Dryas octopetala* in dem von mir angenommenen weiteren Artsinne aufgefasst hätte. In den »*Species plantarum*« (2. Ausgabe pag. 717) ist *D. octopetala* mit der Diagnose »*floribus octopetalis, foliis simplicibus*« einer andern Art mit dem Namen *D. pentapetala* und der Diagnose »*floribus pentapetalis, foliis pinnatis*« gegenübergestellt. Diese letztere Art wurde von WILLDENOW (*Species plantarum*, II. 1117) mit dem Artnamen *anemonoides* zu *Geum* gebracht; denn damals wurde das Princip des ältesten Speciesnamens viel vernünftiger gehandhabt, als von vielen Autoren der Neuzeit; bei Versetzungen von Arten aus einer falschen Gattung in die richtige glaubte der Autor damals berechtigt zu sein den Speciesnamen dann zu verändern, wenn derselbe nur in Bezug auf die frühere falsche Gattung Sinn haben konnte: *Dryas pentapetala* war vernünftig, der Name *Geum pentapetalum* wäre, weil der Gattungscharakter von *Geum* 5 Petalen fordert, unvernünftig geworden. Damals huldigte man auch viel allgemeiner dem Grundsatz, dass Gattungs- und Artnamen eine feste Zusammengehörigkeit unter Verantwortung ihres Autors bilden, was vor wenig Jahren von BENTHAM mit grossem Rechte wieder gefordert wurde (vergleiche darüber meine Bemerkungen in Botan. Zeitg. 1879, Sp. 494).

Für die Auffassung von *Dryas octopetala* und *integrifolia* ist daher erst die Meinung von VAHL und HOOKER von Bedeutung, welche diese beiden Unterarten mit einander abwogen und *D. Drummondii* mit ihnen verglichen; dadurch kommen ja überhaupt erst die diagnostischen Charaktere zum Vorschein. Die Autorschaft von LINNÉ wird also entweder in dem von HOOKER oder in dem von mir hier ausgesprochenen Sinne falsch »zur Stütze« gebraucht; sie ist keine Stütze, sondern nur die Namensquelle. Um diese braucht aber nicht ein grossartiger Apparat von Mühe und Zeitverlust aufgewendet zu werden, und so scheint es nützlich, die Autoren nur mit der zugehörigen Literatur zur wahren Bezugnahme auf ihren phytographischen Standpunkt zu citiren, die conservative Richtung in der Nomenclatur aber auf die Namen allein, nicht auch auf ihre Erfinder, anzuwenden.

Geschieht dies, so wird dadurch um so leichter die laute Forderung der gegenwärtigen Phytographie erfüllt, unzweideutige Namen zu besitzen. Die Unzweideutigkeit kann nur durch Bezugnahme auf Werke gewonnen werden, welche den ganzen Formenkreis, dessen Sippen mit einander in Vergleich gebracht sind, behandeln und klar sichten. Da verfährt jeder Autor anders, soll anders verfahren da, wo er Verbesserungen anbringen zu können glaubt; die Namen soll er so viel, als irgend angeht, conservativ behandeln, aber die Begriffe, die mit diesem Namen verbunden werden sollen zur wissenschaftlichen Verständigung, gestalten sich in seiner Hand um und zeugen im Allgemeinen vom Fortschritt der Systematik und ihrer formellen Darstellung, der Phytographie. Die Begriffe stellen aber das Wesen des ganzen Nomenclaturapparats dar, nicht die Namen selbst; nur um jene sind alle Anstalten, die zu langjähriger Sicherung und fortdauernder harmonischer Weiterentwicklung erfunden sind, zu Recht da.

Unter dieser Anschauung ist also selbstverständlich, dass, wenn ein Autor eine ältere Species aus einer falschen Gattung in die richtige versetzt hat, dann dieser, wenn überhaupt ein erster Autorenname hinzugefügt werden soll, als solcher zu figuriren hat. Das verlangt schon die Unzweideutigkeit. — Da aber oft von den »Verdiensten« der Autoren die Rede ist, denen die Citate gerecht werden müssen, so ist daran zu erinnern, dass jede spätere verbesserte phytographische Behandlung einer Sippe das Verdienst hat, mehr berücksichtigt zu werden als die ältere, weil sie die Arbeiten mehrerer Phytographen accumulirt. Ist die jüngere Arbeit schlechter als eine ältere, so wird sie einfach *ad Acta* gelegt, wie es mit jeder unbedeutenden morphologischen, anatomischen, physiologischen Arbeit geschieht. Ist es nicht zu merkwürdig, dass in den drei eben genannten Gebieten eine strenge und allseitig gerechte Censur sich international allmählich herausbildet, ohne die Actionsfreiheit des einzelnen Forschers zu beeinträchtigen, während in der Phytographie die schlechteste Arbeit irgend eines in fremden Ländern mit noch ungehobenen »neuen Arten« hausirenden Botanikers, welche Verwirrung in die schon theilweise gut gesichteten Pflanzenschätze zu bringen droht, wie ebenbürtig behandelt, und durch Heilighaltung seines Autornamens sanctionirt, ja dadurch notwendiger Weise zum Quellenstudium empfohlen wird? Und dass die Fehler, die er gemacht, nicht nur einmal bei ihrer ersten Berichtigung, sondern unausgesetzt durch die sie mitschleppende und einen Riesenballast darstellende Synonymik vielfältig gedruckt wiederkehren? Das grössere Verdienst ist in der Regel bei den Autoren, welche den derartig schlecht begründeten neuen Arten oder Gattungen Hand und Fuss verliehen haben; aber auch in diesem Verdienste werden sie von späteren Autoren abgelöst werden, welche auf ihren Schultern stehen, und so wünschenswerth es ist, wenn das Studium alter Quellen in den Naturwissenschaften empfohlen wird, so ist das hier durch Citiren des ältesten Autornamens gebrachte Opfer zu gross. Hat denn wohl nur die Hälfte jener Autoren, welche LINNÉ's Autorschaft citiren, auch nur in zweifelhaften Fällen sich in seine alten Diagnosen der *Species plantarum* hineingearbeitet? Citirt nicht der grösste Theil der neueren Autoren blind, indem sie irgend ein beliebiges Buch, auf das sie sich verlassen zu können glauben, abschreiben? Wäre es nicht von grösserem Vortheil, diese Autoren sagten in der Vorrede ihres vielleicht recht nützlichen Buches, sie hätten die Abgrenzungen der Gattungen, Arten, die Nomenclatur diesem oder jenem hochstehenden phytographischen Werke entlehnt, so dass dieses auch für sie mit seinem schweren phytographischen Apparate eintritt? Es ist hohe Zeit, dass die Phytographie sich losmacht von einer Fessel, welche schon jetzt aus einer Wohlthat zur Plage geworden ist und deren Inhalt, statt wie ursprünglich beabsichtigt, eine wissenschaftliche Quelle zu sein, in der Anwendung der Meisten zur hohlen Phrase herabgesunken ist.

III. Abschnitt.

Das Ordnungssystem der Phanerogamen.

§ 1. Die Entwicklungsreiche.

Die drei Entwicklungsreiche der Blüthenpflanzen, mit deren Unterscheidung in der Entwicklungsgeschichte der Erde wir uns schon unausgesetzt zu beschäftigen hatten, sind die angiospermen Monokotylen und Dikotylen, und als drittes die Gymnospermen mit nur zwei stark geschiedenen Klassen *Coniferae* und *Cycadineae*. Vor einem Jahrhundert war diese Theilung des natürlichen Systems noch nicht bekannt; Coniferen und Cycadeen, welche sich thatsächlich unter den Blüthenpflanzen am nächsten an einige typisch apetale, ja sogar achlamydeische Dikotylen anschliessen, rangirten damals unter den Dikotylen schlechthin, welche Jussieu an die Spitze des Phanerogamen-Systems gestellt hatte; hinter diesen hatte er die Monokotylen folgen lassen, auf letztere die Farne und die übrigen Reihen der Sporenpflanzen; auch P. de Candolle brachte bei seiner Umordnung des Systems hierin keine Aenderung hervor. Als nun durch die Erforschung des Befruchtungsaktes, durch genauere Kenntniss der Vorgänge bei der Pollenschlauch- und Embryosackbildung der Blüthenpflanzen mit grosser Sicherheit erkannt wurde, dass Coniferen zusammen mit Gnetaceen und Cycadeen in der morphologischen Entwicklung ihrer Blüthenorgane am tiefsten ständen und zu den Pteridophyten hin eine — morphologisch gedacht — deutliche »Verwandtschaft« zeigten, nahm man diese Ordnungen nach dem üblichen Zögern, welches jede nothwendige Umstellung aus gewohnter Reihenfolge begleitet, heraus und stellte sie zwischen Monokotylen und Pteridophyten an den Schluss der Phanerogamen, oder nach Anderer Meinung mit grösserem Rechte an den Anfang der »Archegoniaten«.

Schluss und Anfang sind hier, wo nur von den Blüthenpflanzen die Rede sein soll, so gemeint, dass die höchstentwickelten, also im allgemeinen die geologisch jüngsten Glieder den Anfang der Reihe, die einfachst gebauten und also am weitesten mit ihrer Verwandtschaft in die altvergangenen Perioden der Erdgeschichte hinabreichenden Glieder deren Schluss bilden sollen. Für die Betrachtung des Systems, so wie es fertig daliegt, ist diese Anordnung bequemer; phylogenetisch müsste sie natürlich die umgekehrte sein.

Nach dieser Reinigung der Abtheilung der Dikotylen, wodurch letztere mit den Monokotylen zusammen als Angiospermen den Gymnospermen gegenüber gestellt wurden, blieb aber sonst die Reihenfolge ungeändert; die Dikotylen standen nach wie vor an der Spitze, die Monokotylen folgten, die Gymnospermen bildeten den Schluss. Man hatte sich daran gewöhnt, diese Reihenfolge für »natürlich« zu halten, da man in früheren Zeiten das Herabsteigen vom Vollkommeren zum Unvollkommneren schon in den Ausdruck: *Dicotyledoneae*, *Monocotyledoneae*, *Acotyledoneae* (= *Pteridophytae* etc.), gelegt zu haben glaubte, und in allerlei völlig unbegründeten Dingen in den Monokotylen eine niedere Organisationsstufe zu finden vermeinte. Später kam dann der Einfluss der Paläontologie, in diesem Falle gleichfalls falsch verstanden, hinzu; es wurde bekannt, dass die Monokotylen so ziemlich eine Erdperiode älter seien als die Dikotylen; man brachte diese Thatsache mit der in den Systembüchern gewohnten Anordnung zusammen und machte den Rückschluss: »zuletzt von allen Hauptgruppen des Pflanzenreichs treten die Dikotylen als höchstorganisirte auf.«

Schon oben (pag. 184) habe ich die phylogenetische Unabhängigkeit der Dikotylen von den Monokotylen hervorgehoben und halte es aus mehrerlei Gründen für richtiger, die letzteren in dem Phanerogamen-System an die Spitze zu stellen. Der hauptsächlichste Grund ist der, dass eigentlich nur die Dikotylen durch die Gymnospermen hindurch mit den höchst entwickelten Sporenpflanzen morphologisch zusammenhängen, nicht auch die Monokotylen, welche selbst ganz isolirt den Farnen gegenüber stehen und die verbindenden Zwischenglieder niederer Organisation in ihrer, eine Erdperiode länger als bei den Dikotylen erfolgten eigenen Entwicklung ausgelöscht zu haben scheinen. Dagegen sind von denjenigen Dikotylen, welche mit einiger Wahrscheinlichkeit als erste deutlich ausgeprägte Ordnungen in der Kreideperiode genannt werden können, noch ähnliche oder verwandte Organismen jetzt erhalten, nämlich Juglandeen, Cupuliferen, Myricaceen, Urticaceen im weiteren Sinne, und es ist also zur Erzielung einer natürlichen Reihenfolge geboten, Ordnungen dieses Charakters an den Schluss der Angiospermen und in nächste Verbindung mit den Gymnospermen zu bringen, zu denen sie thatsächlich mehr Beziehungen zeigen, als alles was man aus den Monokotylen von Hinweis auf gymnospermen Ursprung abstrahiren kann. Die Monokotylen zeigen directe Beziehungen nur zu den Dikotylen, die letzteren ausserdem aber noch directe Anknüpfungen an die Gymnospermen, und daher entspricht allein die Reihenfolge: *Monocotyledoneae* — *Dicotyledoneae* — *Gymnospermae* dieser Sachlage.

Nägeli hat in seiner »Abstammungslehre«, wie oben (pag. 251) angeführt wurde, von seinem Standpunkte aus den monokotylen Embryo für eine höhere Ausbildungsstufe erklärt als den dikotylen, was derselben Auffassung entspricht. — Verschiedene Autoren, besonders aber Strasburger[1]), sind vom embryologisch-entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte zu der Vermuthung gekommen, dass der Zusammenhang der monokotylen mit den blüthenlosen Gewächsen nicht direct in Gymnospermen zu suchen sei, sondern in von den Gymnospermen zunächst ausgegangenen Dikotylen, von welchen letzteren sich die Monokotylen unter Verkümmerung und Verlorengehen des einen Kotyledons abgezweigt hätten. Wäre diese Hypothese richtig, so würden die jetzigen Dikotylen von einer erneuten, der Ausbildung der Monokotylen um etwa eine Erdperiode folgenden Umbildung gymnospermer Gewächse zu Angiospermen ihren Anlauf genommen haben, wenn nicht jener alte dikotyle Urstamm von der Paläontologie bisher nicht bemerkt sich gleichförmig als solcher auch neben den von ihm abgezweigten Monokotylen forterhalten haben sollte.

Ebenfalls vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte aus hat später Solms-Laubach[2]) diese Meinung etwas zu modificiren gesucht, indem er im Anschluss an Studien über die Entwicklung abnormer monokotyler Embryonen für eine unmittelbare Ableitung sowohl der Monokotylen als Dikotylen von den Gymnospermen eintrat. »Einem ursprünglich vorhandenen Ringprimordium am Embryo würden die Kotyledonen polykotyler Coniferen entsprosst sein, deren Zahl bei anderen Gymnospermen auf zwei ringförmig den Vegetationspunkt umfassenden herabgesunken wäre. Bei den ursprünglichen Monokotylen würde aus dem Ringprimordium die Scheide, die nur einerseits sich zum Keimblatt verlängert und den Vegetationspunkt umgiebt (Beispiel aus der Gegenwart: *Commelineae)*. Bei den abgeleiteten Formen braucht dann das Insertionsareal der Lamina dieses Kotyledons nur unter gleichzeitigem Schwinden des Scheidentheils über den ganzen Scheitel sich zu verbreitern, um die seitliche Verschiebung des nun sehr spät erkennbaren Vegetationspunktes zu Stande zu bringen.« (Dieses als phylogenetischer Zusatz von hypothetischer Bedeutung zu der in Bd. III, Thl. I dieses »Handbuches«, pag. 157 und folgenden behandelten »Embryologie« der Blüthenpflanzen. —)

---

[1]) Die Coniferen und Gnetaceen, pag. 317, 318.

[2]) »Ueber monokotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt« in Bot. Ztg. 1878, Sp. 90.

Wie man also auch die Entstehung der angiospermen Embryone sich denken mag, man wird immer eher zu dem dikotylen als zu dem monokotylen gelangen und hat darin also Grund, die mit normalem monokotylen Embryo (typisches Beispiel: *Alisma* in Bd. III, Thl. I, Fig. 22 auf pag. 168) versehenen Pflanzen von den Gymnospermen in weiterem Abstande befindlich zu betrachten. Auch sonst lässt sich kein triftiger Grund für die früher behauptete niedere Organisation der Monokotylen anführen, obgleich sie nicht jene Mannigfaltigkeit zeigen wie die Dikotylen. Man vergesse nicht, dass die vielgerühmte Mannigfaltigkeit der letzteren auch mit daher rührt, dass viele Formen von niederem Blüthentypus sich unter solche von ausgeprägter Organisationshöhe mischen; wären die niederen Dikotylen verschwunden und wäre das Heer der dikotylen Calycifloren und Gamopetalen zur Alleinherrschaft gelangt, so wäre auch das dikotyle Reich monotoner Bei den Monokotylen scheinen aber thatsächlich die Typen niederer Organisation meistens verloren gegangen zu sein, was mit ihrer Fortentwicklung um die Zeit einer Erdperiode länger zusammenhängen mag. Gräser und Rietgräser, die oft als »unvollkommene« Blüthen betrachtet werden, zeigen sich durch Reduction vereinfachte hohe Organisationen; das Gynäceum, durch Abortus mit nur einer Samenknospe, welche noch dazu auf der Spitze des Torus steht, beweist dieselbe ebenso wie die Samenausbildung und vieles andere. Pflanzen aus der Gruppe der Araceen und der sich diesen anschliessenden Najadeen scheinen von bekannteren Ordnungen eher als Spuren einfacherer Organisation gelten zu können, obgleich dagegen die meist sehr bestimmt und verwickelt angeordneten Sprossverhältnisse sprechen. Einige andere monokotyle Ordnungen, welche von niederem Typus zu sein scheinen, sind zu unbekannt, als dass man viel an sie dächte, so z. B. die Triuridineen und Mayacaceen.

Die anatomische Entwicklung der Monokotylen, welche durch die Mannigfaltigkeit ihres mechanischen Stranggewebes ausgezeichnet ist und mit dessen Hülfe gigantische und zierliche Bildungen hervorbringt, die andererseits der dikotyle Typus nicht leisten kann, spricht wiederum — zumal im Vergleich mit den Gymnospermen — für eine von den anfänglichen Bildungen weiter abgerückte Stellung. — Während in der Zusammensetzung der Wälder die Monokotylen den Dikotylen auch in den Tropen selbst hinsichtlich der Masse mannigfaltiger Arten unterlegen sind, so sind doch andererseits die Gräser und Rietgräser von den Monokotylen, die durch ihre ausschliesslichste Geselligkeit in allen Florenreichen ausgezeichnete Pflanzenform.

Hinsichtlich ihrer Organisation und erdgeschichtlichen Entwicklung sind daher Mono- und Dikotylen als Schwestergruppen zu betrachten, welche unter einander noch sehr häufig durch repräsentative Aehnlichkeiten verbunden gemeinsame scharfe Grenzen gegen die jetzigen Gymnospermen besitzen, die direct oder auf Umwegen als ihr Ursprungsreich zu betrachten sind; von den beiden Schwestergruppen ist aber die kleinere, die der Monokotylen, weiter vom Ursprunge abgerückt. — Auch die Gymnospermen bestehen aus zwei ungleich grossen Schwestergruppen, aus den Coniferen (mit Einschluss der Gnetaceen) und den Cycadineen. Von ihnen nehmen ganz unzweifelhaft die Cycadineen die tiefste Stelle ein. Es ist eigentlich eine müssige Frage, ob der

Abstand zwischen diesen und den Coniferen für ebenso gross, grösser oder kleiner zu halten sei, als der zwischen Mono- und Dikotylen befindliche; denn die jetzt vorhandenen scharfen Charaktere der wenigen gymnospermen Ordnungen beider Gruppen gegeneinander beweisen nichts, weil eben die Mannigfaltigkeit fehlt. Wenn von den Angiospermen etwa nur die Palmen und die Rosaceen — Leguminosen uns lebend bekannt wären, würden uns die Differenzen zwischen Monokotylen und Dikotylen auch grösser erscheinen, als es jetzt bei soviel vorhandenen repräsentativen Aehnlichkeiten der Fall ist. Und es scheint, als ob in vergangenen Erdperioden auch unter den Gymnospermen vermittelnde Formen zwischen der Coniferen- und der Cycadeen-Gruppe existiert hätten. Der formellen Ausbildung des Systems wegen erscheint es jedoch vorzuziehen, den bedeutenden Unterschieden zwischen Coniferen (als deren Stamm angehörig die Gnetaceen betrachtet werden dürfen[1]) und Cycadineen Rechnung zu tragen und beide als eigene Entwicklungsreiche, conform den beiden angiospermen Reichen, zu betrachten. Alsdann haben wir folgende Gruppirung der Blüthenpflanzen:

1. Angiospermae monocotyledonae.
2. Angiospermae dicotyledoneae.
3. Gymnospermae coniferae.
4. Gymnospermae Cycadineae.

Die Charaktere der Angio- und Gymnospermen. — Nachdem im Band I dieses »Handbuches« unter der allgemeinen Morphologie der Phanerogamen im dritten Abschnitt die Verschiedenheit des Sexualaktes bei den Angiospermen und Gymnospermen[2]) in der Anlage und Weiterentwicklung der Befruchtungsorgane ausführlich behandelt worden ist, bedarf es jetzt zur Charakterisirung beider nur des Hinweises darauf. Die Unterschiede, die sich in dieser Hinsicht der vergleichenden Entwicklungsgeschichte geboten haben, sind so streng durchgreifend und haben so sehr die wirkliche Stellung beider Gruppen zueinander im System geklärt, dass durch sie erst die Lostrennung der bis dahin immer bei den Dikotylen stehen gebliebenen Coniferen unbedingt geboten wurde. Auch hat sich keine vermittelnde Uebergangsordnung gefunden; ja STRASBURGER, der auf dem Gebiete der phanerogamen Befruchtungslehre in neuerer Zeit die gründlichsten Untersuchungen geliefert hat, spricht sich dahin aus[3]), dass »die Vorgänge im Embryosack der Angiospermen sich als so verschieden von denjenigen im Innern des Embryosackes der Gymnospermen gezeigt hätten, dass eine directe Anknüpfung an die letzteren kaum mehr möglich erscheine.«

Dieser Hauptunterschied findet, wie das im natürlichen System nicht anders sein kann, in allen Organen der angiospermen und gymnospermen Entwicklungsreiche seine ausgiebige Stütze. Zwar folgt die Stammbildung der Coniferen und Gnetaceen mit ihrem Dickenwachsthum dem Typus der Dikotylen (und knüpft dadurch mit diesen wieder ein um so engeres Band systematischer Gruppenverwandtschaft als mit den Monokotylen); aber erstens ist ihre äussere Gliederung, z. B. die Quirlanordnung der Aeste bei vielen Coniferen und die

---

[1]) WARMING in seinem vortrefflichen *Haandbog i den systematiske Botanik* (2. Ausg. 1884) betrachtet Cycadeen, Coniferen und Gnetaceen als drei selbständige Gruppen von gleichem Sippenrange wie Monocotyledonen und Dicotyledonen.

[2]) Bd. I pag. 674—686 Sexualakt der Angiospermen, pag. 686—691 Sexualakt der Gymnospermen.

[3]) Ueber Befruchtung und Zelltheilung; Jena 1878. pag. 73.

Blattrosetten-Entwicklung bei den herangewachsenen Cycadeen, eine in den meisten Beziehungen bei den Angiospermen nicht wiederkehrende, sodass in der »Morphologie« (Band I, pag. 649) zwei gymnosperme Stammtypen unterschieden wurden, und zweitens besitzt die histiologische Structur[1]) der Gymnospermen wiederum einige Charaktere für sich, welche MARTIUS schon im Jahre 1835 als Abtheilungscharakter für sie benutzte. In seinem *Conspectus regni vegetabilis secundum characteres morphologicos* etc. bildete er 4 Hauptreiche: *Ananthae* (die Sporenpflanzen), *Monocotyledoneae, Tympanochetae* und *Dicotyledoneae*; die *Tympanochetae* oder »Porenzeller« stellen in 2 Reihen (*Circinantes* und *Acerosae* nach der Blattentwicklung benannt) die Gymnospermen dar.

Die Besonderheiten der Blattentwicklung bei den Gymnospermen gegenüber der reichen Mannigfaltigkeit der Angiospermen sind in diesem »Handbuch,« Bd. III, Thl. I, pag. 215—217 und 255 zusammengestellt; besonders hervorzuheben ist, dass die Cycadeen trotz ihrer meist eingerollten Vernation (»*Circinantes*« siehe Morphologie, Bd. I, pag. 650), durch welche sie den Farnen so ausserordentlich nahe kommen, dennoch in der Entwicklung dieser eingerollten Blätter mit Dikotylen, nicht mit den Farnen übereinstimmen.

Die Nervation der Blätter ist für die Mehrzahl der Gymnospermen charakteristisch, indem die einzelnen Fibrovasalstränge getrenntläufig sind und frei am Rande der Lamina enden; dies stellt den einfachsten Nervationstypus dar, welchem ausser den Gymnospermen nur rudimentäre und Wasserblätter der Angiospermen noch angehören[2]), nicht aber deren in voller Differenzirung zur Luft-Assimilation bestimmte Laubblätter. Diese besitzen dagegen bei den Angiospermen ein Maschensystem in den Nerven, aus parallelen Streifen mit Queranastomosen (Monokotylen), oder aus verschiedengestaltigen Maschen mit feinen Nervenausläufern mitten in denselben (Dikotylen) gebildet. Von den Gymnospermen machen nur *Gnetum* und die Cycadee *Stangeria* eine Ausnahme durch netzaderige, den Dikotylen nahe kommende Nervation, während die berühmte Gnetacee *Welwitschia mirabilis* eine Nervenanordnung im Blatte zeigt, welche sowohl für Monokotylen als Dikotylen eine Ursprungsform darstellen könnte, nämlich rechteckige Maschen aus Parallelnerven mit winkligen Queranastomosen gebildet, von denen aus der Winkelspitze des Anastomosenbündels oft noch ein kurzes Nervenende frei in die Masche hineinläuft[3]) — Die Nadelblätter der meisten Coniferen haben die einfachste Struktur eines einfachen oder paarigen Nerven, der vom Grunde bis zur Spitze durchläuft; *Phyllocladus* erregt den Anschein einer fiederigen Nervation, aber seine fiedertheiligen assimilirenden Organe sind blattartige Zweige (»Cladodien«), in der Achsel normaler mit nur einem medianen Bündel ausgerüsteter Nadeln[4]); auch die breiten Blätter des japanesischen *Gingko, Salisburia adiantifolia* aus der Ordnung der Taxaceen, besitzen kein anastomosirendes Netzwerk sondern getrennt aus dem verschmälerten Blattgrunde zu der breiten zweilappigen Spitze unter wiederholten Gabeltheilungen verlaufende Nerven, wie Figur 15 zeigt; ganz ähnlich manche breitblättrige Cycadeen, z. B. *Encephalartos*. Auch der Querschnitt dieser im Blatt verlaufenden gymnospermen Fibrovasalstränge hat wiederum einige histiologische Besonderheiten, welche, weil sie nicht einfache Anpassungserscheinungen an äussere Verhältnisse sondern inhärente Strukturen enthalten, dem systematischen Theile der vergleichenden Anatomie angehören.

---

[1]) Da die vergleichende Anatomie der höheren Gewächse vom systematischen Standpunkte aus bisher in diesem »Handbuch« fehlt, so muss für die Einzelheiten stets auf A. DE BARY's *Vergleichende Anatomie d. Vegetationsorg. d. Phanerog. u. Farne* verwiesen werden.

[2]) Siehe A. DE BARY, Vergl. Anatomie pag. 312.

[3]) Siehe die Figur 145 in DE BARY, Vergl. Anatomie pag. 314.

[4]) Vergl. die Figuren bei GEYLER, Botanische Mittheilungen, Frankfurt 1881; Taf. 1 u. 2.

Zu den Blüthen übergehend ist zunächst zu erwähnen, dass die grösste Zahl der Gymnospermen Einzelblüthen besitzt; sind Blüthenstände vorhanden (z. B. die verzweigte Staubblätter tragenden Kätzchen von *Taxodium, Podocarpus*, Aehren von *Ephedra)*, so gehören dieselben zu den einfachsten traubigen, ährigen, dolden- oder rispenförmigen Anordnungen. Erst bei den Angiospermen treten neben Einzelblüthen die zahlreichen, in der »Morphologie« (Bd. I, pag. 695—703) geschilderten verwickelteren Verhältnisse mit Hinzufügung geordneter Systeme von Deck- und Vorblättern auf.

Das Perianthium, bei den Angiospermen in der grössten Mannigfaltigkeit entwickelt und nur ganz selten durchaus fehlend in den achlamydeischen Blüthen, ist bei den Gymnospermen ganz und gar nicht entwickelt (Cycadineen, Coniferen), oder nur durch ein kleines, aus zwei verwachsenen grünen Blättchen bestehendes »Perigon« vertreten (Gnetaceen); dieses darf man hier, da es bei den Coniferen oft durch ein letztes gegenständiges Hochblattpaar angedeutet wird, und da es mit den letzten Vorblättern der Blüthen alternirt, unbedenklich als einfachsten »Kelch« ansehen und die Unterschiede zwischen Gymnospermen und Angiospermen dadurch verstärken, dass man ausdrücklich den Besitz einer Corolle oder auch nur der schwächsten corollenartigen Anläufe auf die Angiospermen beschränkt.

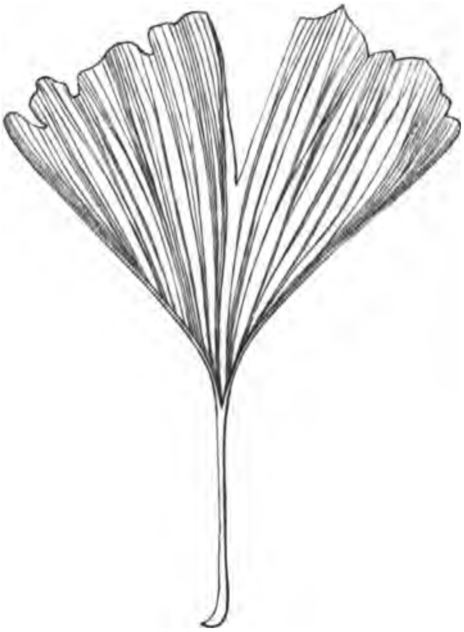


Fig. 15. (B. 513.)

Blatt von *Salisburia adiantifolia* in natürlicher Grösse. Ein Mittelnerv fehlt; der rechte und linke Blattrand enthält die Bündel, welche von da allmählich gegen die Spitze ausgesendet werden. (Die wiederholten Dichotomien dieser Nerven treten im Holzschnitt nicht mit wünschenswerther Klarheit hervor).

In Bezug auf die Entwicklungsgeschichte der Blüthe, von der eine Reihe einzelner Züge das über die fertige Form gesagte wesentlich ergänzen, ist auf die »Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane« in Th. I dieses dritten Bandes zu verweisen, wo Göbel pag. 274—277 die Gymnospermen, und pag. 277—330 die Angiospermen besprochen hat. Die Einfachheit der gymnospermen Blüthenconstructionen zeigt sich schon in den wenigen Seiten, welche ihrer Entwicklungsgeschichte gewidmet sind, während die Mannigfaltigkeit der Angiospermen ein ganz anderes Beobachtungsmaterial liefert. — Stellenweise finden sich, wie das bei verschiedenen Autoren nicht anders sein kann, andere Auffassungen bei Göbel, als sie hier auseinandergesetzt sind; so besonders pag. 288, wo nach einer Auseinandersetzung über das Perianthium von *Hepatica* ganz in dem hier gegebenen Sinne (vergl. oben, pag. 247 mit Fig. 11) und nach anderen Schilderungen, die der vergleichenden Organographie entnommen sind, dennoch zu Beginn des III. Absatzes der Blüthenentwicklung (Entwicklung der Blumenkrone) gesagt wird: »Kelch und Corolle sind, wie aus dem oben für die Ranunculaceen Erwähnten hervorgeht, correlative Begriffe. Von einer Blumenkrone kann man eben nur dann sprechen, wenn ein Kelch vorhanden ist. Nicht die von der der Laubblätter abweichende Färbung bildet also das charakteristische Kennzeichen der Blumenkrone, sondern die Stellung innerhalb der Blüthe.« — Hiergegen habe ich in den »Principien der natürlichen Systematik« die Theorie aufgestellt, die, wie ich glaube, von mehreren vergleichenden Morphologen getheilt und hier und da schon in älteren Werken als gelegentliche Bemerkung gefunden wird, dass die Corolle umgebildete Staminen oder Staminaltheile seien. Dem von mir ausführlich behandelten Beispiele von den Ranunculaceen, wobei die petaloide Umbildung der Nectarien zur Corollenbildung Veranlassung gab und wo es sich nur um eine Art und Weise von Corollenbildung handelte, ist aus Göbel's »Entwicklungsgeschichte«, pag. 292, noch der Hinweis auf eine zweite, sehr differente Umbildungsweise hinzuzufügen, nämlich das Beispiel von *Zostera, Ruppia, Potamogeton*; diese Reihe zeigt die Entstehung einer Corolle aus dem Connectiv der Antheren in Schuppenform bis zum Auftreten völlig freier Blättchen, welche natürlich die Staminen von der Mitte decken anstatt mit ihnen abzuwechseln. Eine solche Bildung würde nach meiner Ausdrucksweise ebenfalls nicht als Perigon bezeichnet werden, sondern als Corolle schlechthin oder besser als »Staminalhülle«.

Ebenso sind die Gymnospermen streng diclin und zeigen nur in ihrer höchsten Ordnung, in den Gnetaceen bei *Welwitschia,* einen noch nicht vollendeten Anlauf zur Monoclinie, während die letztere bei der Mehrzahl der Angiospermen sich findet und trotzdem das Princip der vermiedenen steten Selbstbefruchtung bei diesen aufrecht gehalten wird.

Schon nach diesen kurzen Bemerkungen könnte daher eine Verwechslung von irgend welchen gymnospermen Blüthen mit angiospermen nur da stattfinden, wo bei einzeln stehenden oder zu botrytischen Inflorescenzen einfachster Art angeordneten Blüthen ohne Corolle zugleich Diclinie herrschte; in diesen Fällen sind dann die Sexualorgane selbst entscheidend. — Die Pollenkörner erleiden bei den Gymnospermen vor der Verstäubung eine einfache oder wiederholte Theilung ihres Inhaltes, von dem die Hauptzelle zum Pollenschlauch auswächst, während der Rest ein rudimentäres männliches Prothallium vorstellt. Die Körner selbst entstehen häufig auf der Unterseite unzweifelhafter Blätter in einer Weise, welche wenigstens bei Cycadeen und Coniferen mit der Sporangienbildung der Pteridophyten übereinstimmt; auch die Form und Anordnung dieser »Pollensäcke« auf dem sie producirenden Staubblatte entspricht noch vielfach den Verhältnissen der Pteridophyten. Erst die Angiospermen zeigen allgemein die Form der aus dem Blatttypus hoch umgewandelten dithecischen Anthere mit Pollenkörnern, welche höchstens noch eine rudimentäre Zelltheilung im Innern erfahren. Dies ist in der »Morphologie« (Bd. I, pag. 674—677, 687) und in der »Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane« von Göbel (Bd. III, Th. I, pag. 393—399) ausführlicher geschildert. —

Die Samenknospen der Gymnospermen, in der Mehrzahl der Fälle atrop oder seltener anatrop und meist nur mit einem Integument versehen, entspringen entweder an den freien Rändern oder auf der Oberseite ihrer Ovarien frei und unbedeckt, oder sie stehen an Placentagebilden in der Achsel der eigentlichen Ovarien, welche dann »Deckschuppen« genannt werden (s. oben, pag. 241, Fig. 5), oder endlich auf dem Ende der umgewandelten Blüthenachse selbst, niemals aber in ein von den Ovarien gebildetes Gehäuse, das Germen, eingeschlossen. Nach der Befruchtung können die Ovarien sich wohl beträchtlich vergrössern und durch festen Anschluss an einander die Samen verbergen, aber auch zur Fruchtzeit bilden sie, zu Carpellen herangereift, kein geschlossenes Pericarpium, sondern weichen einfach aus einander, um die Samen ausfallen zu lassen, wenn diese nicht etwa überhaupt an den Fiederzipfeln der Carpelle oder am Torus fortwährend frei und offen sich entwickelt haben. Diesem Charakter ist, als dem am meisten augenfälligen, die Bezeichnung der Gruppe als Gymnospermen entlehnt, und ihr ist der Name Angiospermen mit entgegengesetztem Charakter gegenübergestellt. Die letzteren sind durch das Germen, d. h. durch die stets von den Ovarien gebildete Höhlung ausgezeichnet, in welcher die Samenknospen entstehen, unter Vermittelung von Stylus und Stigma befruchtet werden und zum Samen heranreifen; die Samen sind ebenso von dem Pericarpium umhüllt und fallen entweder mit diesem zusammen ab (Achänien, Nüsse, Beeren etc.), oder werden durch einen besonderen Ejaculations-Mechanismus der trockenen Pericarp-Wände ausgestreut (Kapseln mit Dehiscenz).

In den Samenknospen selbst finden dann vor und während der Befruchtung jene bei Gymno- und Angiospermen verschiedenartigen Entwicklungen statt, welche bei Beginn dieser Zusammenstellung der Unterschiede beider Gruppen als charaktergebend bezeichnet wurden.

In den Embryonen der Gymnospermen und Angiospermen selbst liegen keine durchgreifende Unterschiede, da sich die der ersteren vielfältig an die Dikotylen anschliessen, den Monokotylen dagegen fern bleiben. Zwar hat man in der anderen Benennung für Gymnospermen: Polykotylen, die sie mit den beiden angiospermen Entwicklungsreihen in Namens-Correlation bringen sollte, auf die Eigenthümlichkeit vieler Coniferen hingewiesen, einen Quirl von Kotyledonen zu entwickeln; aber erstens findet sich derselbe auch ausnahmsweise bei Dikotylen, und zweitens ist der Embryo bei Gnetaceen und Cycadeen immer mit nur zwei Kotyledonen behaftet und auch bei den Coniferen dikotyl in der Ordnung der Taxaceen und meistens der Cupressaceen.

Doch sind immerhin Charaktere genug vorhanden, um die durchgreifende Verschiedenheit der Gymnospermen und Angiospermen in der Mehrzahl ihrer Organe sicher zu erkennen und die hier eingetretene tiefe Lücke im System unzweifelhaft festzustellen. Denn, wie schon hervorgehoben, es giebt zwar verbindende morphologische Erscheinungen, welche zumal zwischen Dikotylen und Coniferen × Gnetaceen eine Annäherung verrathen, aber keine Uebergangs formen, welche mitten zwischen ihnen die Schärfe der Charaktere verwischen.

Es ist noch eine Bemerkung über ein anderes Princip der Eintheilung der Phanerogamen hier einzuschalten, welches seit Schleiden und Hofmeister viel von sich hat reden machen und dem zunächst wiederum Caruel[1]) gefolgt ist. Diese Idee zweigt zunächst innerhalb der Phanerogamen, wie überall, die Gymnospermen ab, ohne aber die übrigen als Angiospermen diesen ungetheilt gegenüber zu stellen. Es wird im Gegentheil noch eine andere kleine Gruppe, welche Caruel »*Anthospermae*« nennt, als gleichwerthig zwischen Gymnospermen und Angiospermen eingeschaltet, und nun erst das letztere Entwicklungsreich in Dikotylen und Monokotylen eingetheilt; folgerichtig stehen dann auch in diesem System die Monokotylen ebenso wie nach den hier entwickelten Anschauungen an der Spitze des Systems. Diese *Anthospermae* stützt Caruel auf die Loranthaceen mit den gewöhnlich zu derselben Ordnung gerechneten Visceen, und betrachtet sie als eine Mittelbildung zwischen den Gymnospermen und den dikotylen Angiospermen. Es kommt dabei wesentlich auf die Deutung des Gynäceums jener Loranthaceen an, da der Aufbau der ganzen Pflanze, die äussere Entwicklung der Blüthen und Früchte, die Structur der Pollenkörner und andere wesentliche Vergleichsstücke typisch dikotyl sind. Man hatte ihnen (gestützt besonders auf HOFMEISTER's entwicklungsgeschichtliche Untersuchung) eine nackte, offen in unvollständigem Germen daliegende Samenknospe zugeschrieben, welche mehrere Embryosäcke, und in diesen die Samen erzeugte; diese ganze Anordnung vergleicht CARUEL mit *Welwitschia* unter den *Gnetaceen*. Es ist aber seit TREUB's ausführlichen Darlegungen der Entwicklung von den Embryosäcken und Samen bei Loranthus sphaerocarpus[1]) die andere, ebenfalls schon früher gehegte Anschauung unzweifelhaft als allein berechtigt anzuerkennen, nach welcher die »nackte Samenknospe« der Loranthaceen eine Placenta ist, welche in baldiger Verschmelzung mit den sie umgebenden Ovarien unter ihrer Epidermis (3) rudimentäre Samenknospen, d. h. solche, welche sich in ihrer Form nicht vom Placentargewebe abheben, erzeugt mit ausserordentlich verlängerten Embryosäcken, in denen auf normalem Befruchtungswege Samen angelegt werden. Es erscheinen darnach die Loranthaceen als Verwandte der Santalaceen, welche integumentlose Samenknospen an freier Centralplacenta entwickeln, und welche auch CARUEL den Dikotylen zurechnet. Was daher als ein höchst ausgezeichneter Klassen- und Ordnungscharakter auftritt, ist nicht berechtigt, ein Entwicklungsreich im Sinne einer phylogenetisch niederen Stufe abzuscheiden. —

---

[1]) T. Caruel: Pensées sur la Taxinomie botanique; Engler's botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte etc. Bd. IV. pag. 549 und ff.; s. besonders pag. 577—580. — Die ganze Abhandlung, zuerst im 10. Bde. der Mem. dei Lincei 1882 in italienischer Sprache erschienen, verfolgt vielfach dieselben Zwecke wie die hier vorliegende; in dem allgemeinen Theile, hinsichtlich der Classificationsprincipien, Nomenclatur etc. kommt der Verf. vielfach zu ähnlichen Schlüssen wie ich selbst, in anderen Punkten herrscht mehr oder minder grosse Abweichung der Ansichten. Es möge daher die Abhandlung selbst zu diesem Zweck verglichen werden, um eine Besprechung und Vergleichung ausführlicherer Art hier unnöthig zu machen.

Die Charaktere der Monokotylen und Dikotylen. — Es handelt sich nun darum, innerhalb der Angiospermen die Eigenthümlichkeiten der beiden unterschiedenen Entwicklungsreiche zu untersuchen. Es ist zuweilen die Meinung laut geworden, dass dieselben gar nicht so grundverschieden seien, um als zwei unantastbare Gruppen festzustehen; es sind auch wirklich gewisse »Uebergangsformen«, wenigstens hinsichtlich einiger Organentwicklungen, aufgefunden. Trotzdem halte ich es für richtig, beide Reiche als streng geschieden aufrecht zu halten und die genannten Uebergangsformen der repräsentativen Aehnlichkeit zuzuweisen, oder als letzte Hinweise darauf, dass aus verwandten Stammvätern die Monokotylen und Dikotylen entsprossen sind, zu betrachten. Denn bei verwandtem Ursprunge ist es erklärlich, dass das Umbildungsvermögen in einer Weise einseitig vorschreitet, welche nahe an den Schwestertypus heranstreift.

Der wichtigste Charakter, der vor einem Jahrhundert als *criterium dignoscendi* angenommen wurde und schon damals mit verhältnissmässig wenigen Fehlern zur Durchführung kam, ist die Ausbildung des Embryo im Samen, bezüglich dessen Keimung in den Fällen, wo seine Entwicklung im Samen selbst auf noch zu tiefer Stufe stehen bleibt. Zwar können die Verschiedenheiten hinsichtlich seiner Grösse und relativen Ausbildung zur Zeit der Samenreife, seiner Lage und Richtung im Samen, welche in der »Morphologie« (Band I, pag. 747—748) erklärt wurden, sowohl bei Dikotylen als Monokotylen in gleicher Weise vorkommen, aber zwei gemeinsame Unterschiede sind fast ausnahmslos geblieben: die monokotylen Embryonen besitzen, wie ihr Name sagt, nur ein grosses Keimblatt, welches bei seiner Entwicklung die ganze Fläche der jungen Achse zum Ansatz nimmt und auf dieser apical steht, so dass der Vegetationspunkt des Pflänzchens unter der in den Kotyledonen sich umbildenden Gewebespitze sich seitlich, aus einer deutlich schon in den ersten Zelltheilungen erkennbaren Zellgruppe, am Embryo bildet und später ebenso lateral, mit einer dem ersten Keimblatt opponirten Richtung, das zweite Blatt[2]) entwickelt und so in Alternanz weiter. Die dikotylen Embryonen besitzen dagegen ihrem Namen zu Folge zwei scharf gegenständige, in gleicher Insertionshöhe sich in den Stengelumfang genau theilende Keimblätter, zwischen denen der Stengelvegetationspunkt frei bleibt und die folgenden Laubblätter entwickelt; diese Primärblätter sind in sehr vielen Fällen mit den beiden Keimblättern scharf opponirt-decussirt und setzen dann entweder in der voll entwickelten Laubblattregion in eine spiroidische Phyllotaxis um oder bleiben in der opponirt-decussirten Stellung als rectiseriirte Blätter zeitlebens erhalten.

---

[1]) Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, vol. II, part. 1, pag. 54—73; s. besonders pag. 64.

[2]) Dasselbe ist wie die folgenden noch nicht vollentwickelten Laubblätter als »Primärblatt« zu bezeichnen, führt weniger gut die ältere Bezeichnung »Primordialblatt«.

Diese Entwicklungsweise ist in Göbel's vergleichender Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane, Thl. I dieses Bandes, pag. 160—176, ausführlich und mit Hinzufügung der Ausnahmeerscheinungen geschildert; hier ist darauf zu verweisen, da alle diese vergleichenden Untersuchungen von systematisch höchster Bedeutung sind.

Man hat sich anfänglich an die Zahl der Kotyledonen gehalten, weil sich diese am leichtesten feststellen liess. Wichtiger erscheint uns jetzt sowohl die Anheftungsweise der Kotyledonen als die Lage des Vegetationspunktes der jugendlichen Pflanze, welche lateral bei den Monokotylen, apical bei den Dikotylen ist. Der Name für die Gruppen, der Zahl der Keimblätter entlehnt, hat sich zum Glück unverändert erhalten von Jussieu bis jetzt: *Plantae Monocotyledoneae* und *Dicotyledoneae*, woraus sich bei dem häufigen Gebrauche dieser Gruppennamen die Wörter Mono- und Dikotylen abgeschliffen haben.

Ganz ausnahmslos sind diese Entwicklungsweisen nicht; einige Ordnungen, welche ihrem sonstigen Verhalten nach unzweifelhaft zu dem einen oder anderen Entwicklungsreiche gehören, zeigen Anomalien in ihrer Embryonalstruktur. Zuweilen sind dieselben rein biologisch und dann ebenso aufzufassen, wie dass sowohl die dikotyle *Utricularia* als die monokotyle *Ruppia* in ihrem Embryo als schwimmende Wasserpflanzen keine Wurzelanlage ausbilden. Dahin gehören also zunächst die vereinfachten Entwicklungsweisen der Samen von parasitischen und saprophytischen Pflanzen, welche sich z. B. bei Orobancheen, Monotropeen, Orchideen, Triurideen u. a. in gewissen Punkten gleichmässig für dikotyle und monokotyle Ordnungen zeigen und in der Phytographie schlechthin durch den Charakter »*Embryo indivisus*« bezeichnet zu werden pflegen. Auch die schon in der »Morphologie« (Bd. I, pag. 748) gelegentlich angeführten höheren Zahlen von Kotyledonen bei der »monokotylen« *Cryptocoryne ciliata* und dem »dikotylen« *Ceratophyllum* gehören als solche Ausnahmserscheinungen hierher. Leicht verständlich sind die Ausnahmen, welche einzelne Dikotylen durch Abortus eines der beiden Kotyledonen erzielen, obgleich beide im ersten Entwicklungsstadium gleichmässig angelegt waren und in Folge davon auch der Vegetationspunkt apicale Stellung erhalten hat. Eins der am besten untersuchten und am längsten bekannten Ausnahmebeispiele dieser Art liefert *Trapa natans*.

Die Keimung und Weiterentwicklung dieser merkwürdigen Dikotyle ist von Barnéoud (Annales des Sciences naturelles, III Sér., Bd. IX, pag. 222—244) i. J. 1848 ausführlich geschildert und kehrt seitdem öfter in vergleichenden Zusammenstellungen wieder, wie noch jüngst in Schenck's Biologie der Wassergewächse, pag. 147 mit Fig. 17 auf Taf. II. — Der Embryo besteht aus der Radicula und aus einem am Cauliculus sitzenden sehr grossen und dicken herzförmigen Kotyledon, welcher fast das ganze Innere der Nuss ausfüllt und mit Stärke gefüllt für die Keimungszeit den Reservespeicher darstellt, auch schon zarte Fibrovasalstränge im Inneren besitzt. Der zweite Kotyledon ist ausserordentlich klein und fällt dem ersten gegenüber fast weg; zwischen beiden sind zwei Knöspchen eingeschlossen, deren eine den Vegetationspunkt der Hauptachse, die andere eine Seitenknospe in der Achsel des grossen Kotyledons darstellt. Bei der Keimung bleibt der grosse Kotyledon grösstentheils im Innern der Nuss stecken, schiebt aber an seinem unteren Ende den Cauliculus mit Radicula, dem zweiten Kotyledon (als winzigen Gewebehöcker) und den zwei Knöspchen aus der Nuss heraus, worauf sich die 2 Knöspchen zu zwei beblätterten Stengeln entwickeln. Nachträglich ist auch der zweite Kotyledon im Stande, eine Achselknospe als dritten Stengel anzulegen. — Denken wir uns die Reduction des rudimentären zweiten Kotyledons bis zum Verschwinden vollzogen, so hätten wir — abgesehen vom noch nicht seitenständigen Stengelvegetationspunkt — schon vielfach an die Keimung von Monokotylen, z. B. von Palmen, erinnernde Vorgänge. Es legen solche Fälle so wie so den Gedanken an die Möglichkeit nahe, dass der laterale Stengelvegetationspunkt ächter Monokotylen durch vollständigen Abortus des Stengelvegetationspunktes selbst mit dem zweiten Kotyledon entstanden sei, und dass der auswachsende monokotyle Stengel die primäre Axillarknospe in der Achsel des grossen, allein übrig gebliebenen Kotyledons darstelle.

Während aber bisher keine Dikotyle mit richtig lateral angelegtem embryonalen Stengelvegetationspunkt bekannt geworden ist, lieferte SOLMS-LAUBACH[1]) in einer Untersuchung der Dioscoreaceen, Commelinaceen und wahrscheinlich auch Taccaceen Beispiele von Monokotylen, bei denen in früher Anlage ein apicaler Vegetationspunkt vom dikotylen Typus sich zeigt, ohne allerdings seine anderen monokotylen Eigenschaften zu verlieren.

Der Embryo der Dioscoreaceen hat im fertigen Zustande eine derartige Form, dass man versucht sein konnte, ihn als wirklichen Uebergang zwischen mono- und dikotyler Ausgliederung zu betrachten; so haben DUTROCHET und BECCARI ihn als mit 2 Kotyledonen versehen bezeichnet, von denen der eine rudimentäre bei der Keimung als häutiger Lappen sichtbar werdend aus dem Samen hervortritt, während der andere normal nach monokotylem Typus entwickelte im Endospermkörper stecken bleibt. Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung hat es anders gezeigt: Der Embryo entwickelt von Anfang an nur einen einzigen Kotyledon, und zwar aus einer ringwallartigen Randpartie rings um den leicht verflachten Vegetationspunkt, welcher endständig ist und in seiner Anlage nicht dem von *Alisma* gegebenen Schema folgt. Der einzige Kotyledon erhebt sich an einer Seite zu einer hohen Zunge, während sich dem Zungentheile gegenüber sein Scheidenrand wulstartig verdickt, am stärksten in der Mediane. Hierdurch kann der Anschein entstehen, als ob zwei Kotyledonen angelegt wären, ein grosser und ein rudimentärer. Dieser »rudimentäre«, d. h. der Scheidentheil des Kotyledons, wächst langsam noch weiter heran, erhält einen medianen und zwei seitliche Einschnitte bei weiterer Ausbildung und hat dadurch endlich die Gestalt eines zweilappigen Blättchens angenommen, welches bei der Keimung aus dem Endosperm hervortritt, während die zungenförmige Lamina des Kotyledons stecken bleibt. In dem Embryonalzustande befindet sich aber ausser dem Kotyledon nur ein einziges Blatt, an der Plumula in Form eines einwärts geöffneten Hufeisenwulstes dem Kotyledon selbst opponirt, angelegt. Bei den Commelinaceen ist die Differenz vom monokotylen Typus nicht ganz so erheblich, indem die Abweichung nur darin besteht, dass der einzige Kotyledon nicht der organischen Spitze des Embryos entstammt, sondern aus einem Ringwall um diese Spitze hervorsprosst.

So ist daher auch in diesen unregelmässigen Fällen gezeigt, dass zwar die Entwicklungsweise der Embryonen mannigfach variiren kann, dass also besonders bei den Monokotylen der Stengelvegetationspunkt nicht nothwendig seitlich angelegt sein muss, sondern terminal bleiben kann und alsbald von dem einen Kotyledon vollständig überwachsen und umhüllt wird (Commelinaceen), oder auch ziemlich frei liegen bleibt und nur einen grossen Scheidentheil seines Kotyledons um sich herum trägt, dem gegenüber der Kotyledon selbst die gewöhnliche Form hat (Dioscoreaceen); aber es sind trotzdem nicht wirkliche Ausnahmen gegen den Charakter der Monocotyledonie oder der Dicotyledonie aufgefunden, sodass die beiden Entwicklungsreiche nach wie vor durch die Keimblattzahl und durch den Ansatz der Keimblätter an die durch sie erst zum Laubspross werdende primäre Achse geschieden sind. — Während übrigens gerade die Dioscoreaceen mit einigen verwandten Ordnungen auch sonst mannigfach von der gewohnten Bildungsweise der Monokotylen abweichen, thun dies die Commelinaceen nicht, und dadurch, dass sie mit den Dioscoreen und Taccaceen die embryonale Abweichung theilen, schwächen sie die Ausnahme ab. —

---

[1]) Ueber monokotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt, Botan. Zeitung 1878, pag. 65—74, 81—92 mit Taf. IV.

Wie tiefe Bedeutung der Embryonalcharakter hat, geht daraus hervor, dass in seinem Gefolge die ganze normale Weiterentwicklung der Vegetationsorgane verschieden ausfällt: die Monokotylen entwickeln alternirende Blätter, welche am häufigsten mit langem Scheidentheil den Stengel umfassen und, da sie ihn nicht zur Seite drücken können, tief in ihrem Basaltheil den Vegetationspunkt einhüllen, den man äusserlich fast nie bemerkt; gegenständige Blätter kenne ich nur bei *Dioscorea*, gequirlte ebenda und noch bei Smilaceen und Liliaceen. Die Dikotylen entwickeln Blätter in allen nur denkbaren Blattstellungen, aber die langen, stengelumfassenden Scheidentheile sind sehr selten, besonders stark, z. B. bei Umbelliferen und Ranunculaceen entwickelt, aber auch da nicht an deren Primärblättern; meistens liegt der Vegetationspunkt, geschützt durch einen dichten Kranz in der Entwicklung zeitlich nicht sehr weit abstehender Blätter, zu Tage: man sieht die »Knospen«. Wer sieht die Stengelknospe dagegen äusserlich bei einer Palme, einer Banane, einer Ananas? Aus der Verschiedenheit der ausgebildeten Pflanzen beider Entwicklungsreiche ersieht man, dass der Embryonalcharakter diese im Auge hat, und dass die Zahl der Kotyledonen nur ein oberflächlicher Ausdruck für eine tiefe Wesenverschiedenheit ist.

Denn es hängen nun auch damit die Verschiedenheiten des Strangverlaufes der Blattspuren zusammen, die sich an die Blattstellung selbst und besonders an die Insertion des Blattstieles mit breiter Scheide oder schmalem Ansatz anknüpfen müssen, und da der Strangverlauf, wie aus der vergleichenden Anatomie bekannt ist[1]), zugleich noch neue von der Anordnung der Blätter unabhängige Eigenartigkeiten aufweist und da zugleich die Gruppirung der verschiedenen histiologischen Formelemente in den Fibrovasalsträngen und die des Bastes in den der Assimilation und dem Stoffwechsel dienenden Parenchymgeweben wiederum charakteristische Eigenartigkeiten darbietet, so kann man fast immer aus dem Querschnitt eines nicht biologisch zu stark umgewandelten Stengeltheiles auf die Zugehörigkeit zu dem einen oder anderen Entwicklungsreiche schliessen. Das scheint mir von hoher Bedeutung für die Trennung derselben zu sein, obgleich die vergleichende Anatomie gegenwärtig noch nicht weit genug für systematische Zwecke ausgebildet ist, um die Sicherheit des Urtheils unbedingt zu gestatten.

Jedenfalls neigen die Dikotylen, von deren Ordnungen etwa $\frac{3}{5}$ der Gesammtzahl verholzende Stengel mit secundärem Dickenwachsthum annehmen, zum Aneinanderschluss ihrer primären collateral gebauten Fibrovasalstränge durch Intrafascicularcambium selbst in einjährigen Stengeln von Stauden und kennen nur verhältnissmässig wenige Ausnahmen davon in der zerstreuten Lage von Bündeln. Die Monokotylen dagegen neigen, gezwungen durch ihren vielspurigen Strangverlauf und die geschlossene Struktur ihrer Fibrovasalstränge, zu Baumbildungen ohne andauernde secundäre Verdickung, und zeigen in dieser Hinsicht nur in der Gruppe der Liliaceen bemerkenswerthe Ausnahmen durch das secundäre Dickenwachsthum von *Dracaena*, *Aloë*, *Agave*, *Yucca* etc. Es ist bemerkenswerth, dass im Reich der Monokotylen die letztere Anomalie in der Weiterentwicklung der Caulome bei derselben grösseren Ordnungsgruppe statt hat, zu der auch die unter der Embryonalausbildung als Ausnahmen genannten Dioscoreaceen gehören; aber auch hier hat es sich herausgestellt, dass diese Anomalie durchaus nicht eine Uebergangsbildung zu den Dikotylen darstellt, sondern wiederum etwas ganz Eigenartiges; denn die neu entstandenen Stränge dieser anomalen Monokotylen gehen aus einer beständigen Neubildung von Grundgewebe mit eingegelagerten stammeigenen Fibrovasalsträngen ohne Beziehung zu den Blättern hervor, so dass die secundäre Verdickung oft erst weit unterhalb des Stengelvegetationspunktes anhebt. *Dioscorea* selbst bildet nach FALKENBERG's Eintheilung[1] eine Vermittelung zwischen dem Palmen- und Liliaceentypus des Strangverlaufs, indem bei ihr jeder einzelne Strang von den 5 Blattspuren nach seinem fast horizontalen Eintritt in den Stengel senkrecht abwärts läuft und beim Aufstossen auf den horizontalen Theil der Fibrovasalmasse eines tiefer stehenden Blattes früher oder später endigt.

---

[1]) Siehe ausser der Vergleichenden Anatomie von DE BARY besonders die Originaluntersuchungen von NÄGELI: Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, Hft. I, und FALKENBERG: Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen (Stuttg. 1876.) Der allgemeine Theil der letztgenannten Schrift zeigt auf das Deutlichste, wie verschiedenartig der Strangverlauf in den Stengeln beider Entwicklungsreiche ist, da schon jedes von beiden eine eigene Untersuchungsmethode für sich verlangt; vergl. z. B. pag. 13—16.

Auch die Nervation der Blätter, deren Lamina bei den Monokotylen selten und bei den Dikotylen sehr häufig auf die mannigfachste Weise verzweigt (getheilt und zusammengesetzt) ist, trägt ihren wesentlichen Antheil an der Charakterisirung beider Entwicklungsreiche, indem — wie schon pag. 300 hervorgehoben wurde, die Monokotylen den »streifigen Typus,« die Dikotylen den »netzadrigen Typus«[2] in ihren grünen Laubblättern mit Luftassimilation aufweisen. Beide Typen besitzen Anastomosen aus kleineren Strängen, welche die Communication zwischen den Nerven verschiedenen Verzweigungsgrades aufrecht erhalten. Bei dem streifigen Typus laufen zahlreiche Bündel getrennt vom Blattgrunde oder vom Mittelnerven bis zur Spitze und vertheilen sich in der Lamina so, dass sie den Raum möglichst gleichmässig erfüllen; in einem Grasblatte oder bei *Pandanus*, *Amaryllis*, bleiben sie daher der linealen Form des Blattes entsprechend ziemlich parallel und laufen nur gegen die verschmälerte Blattspitze hin zusammen, dort sich vereinigend; in dem Blatt der Maiblume treten sie in weiten Bogen bis zur Mitte auseinander, um sich ebenso wieder an der Spitze zu vereinigen. Auf dem ganzen Längsverlauf sind diese vielen gleichwerthigen Adern durch leiterartig angeordnete dünne Stränge verbunden, deren geringe Querschnittsgrösse sie oft erst im getrockneten oder sonst irgendwie präparirten Blatte deutlich sichtbar macht, so etwa wie es in der »Morphologie« Fig. 9B (Bd. I, pag. 651) zeigt. Es macht für diesen Grundtypus auch keine Verschiedenheit, ob zur Erzielung breiterer Blattflächen, wie besonders in der Klasse der Scitamineen und speciell bei der Banane, die Bündel zunächst in grossen Mengen in der Mittelrippe vereinigt bleiben und erst allmählich ziemlich rechtwinklig mit S-förmiger Biegung in die beiden Seiten der Lamina austreten: wir haben dann die fiederige Anordnung der Nerven höheren Grades anstatt der parallelen (vergl. »Morphologie«, Bd. I, pag. 655), aber die leiterartigen Bündelanastomosen bleiben trotzdem unverändert. Dasselbe geschieht, wenn bei den Fiederpalmen die Lamina sich zwischen den fiederig angeordneten Nerven ersten Grades nachträglich theilt: in jedem Segment herrscht dann eine Nervation mit leiterartigen Queranastomosen, wie in einfachen schmalen monokotylen Blättern; und ebenso bleibt die Nervation in diesem Charakter unverändert, wenn, wie bei den Fächerpalmen, die Hauptnerven eine strahlige Anordnung zeigen. — Die Dikotylen haben dagegen, ihre Hauptnerven mögen gleichfalls eine annähernd parallele Anordnung (in schmalen und nadelartigen Blättern) oder eine fiederige oder strahlige zeigen, ein Netzwerk[1]) von Nervenverzweigungen verschiedenen Grades, unter denen sich häufig Nervenzweige ersten Grades durch ihre Verbindung zu einem starken randläufigen Bogennetz auszeichnen, um der scheerenden Wirkung des Windes zu widerstehen; dadurch entstehen starke, aber sympodial gebildete Randnerven, s. Fig. 16A. (Bei den Monokotylen sind dieselben schon aus dem Grunde entbehrlich, weil diese in grosser Zahl selbständige, im Querschnitt aus 2, 3 oder sehr vielen Zellen bestehende Bündel starker Bastfasern besitzen, welche der Lamina eine ausserordentliche Festigkeit vielfach verleihen). In diese Hauptfelder sind nun Felder zweiten Grades, dritten Grades u. s. w. eingeschachtelt bis zu den kleinsten Netzmaschen herab, welche alle noch von anastomosirenden, irgendwie bogig, zackig oder gerade verlaufenden feinen Strangbündeln umschlossen werden. Bei schwacher Vergrösserung schon erkennt man dann noch feinere Bündel, welche aus irgend einem die letzten Netzmaschen umgebenden Strange austreten und als »innere Enden« frei in der Masche enden, oft mit einer Gabelung oder Dreitheilung (s. Fig. 16B, wo eine fünffache Vergrösserung angewendet wurde).

---

[1] Vergleichende Unters., pag. 176.

[2] A. DE BARY, vergl. Anatomie, pag. 313.

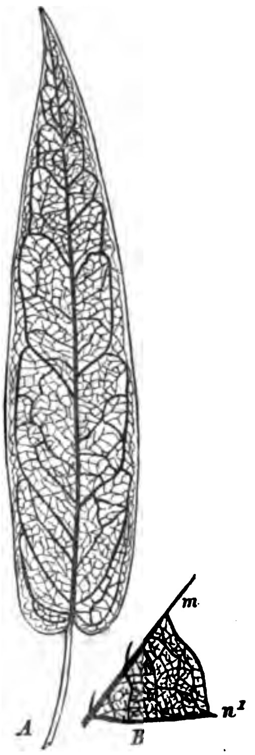


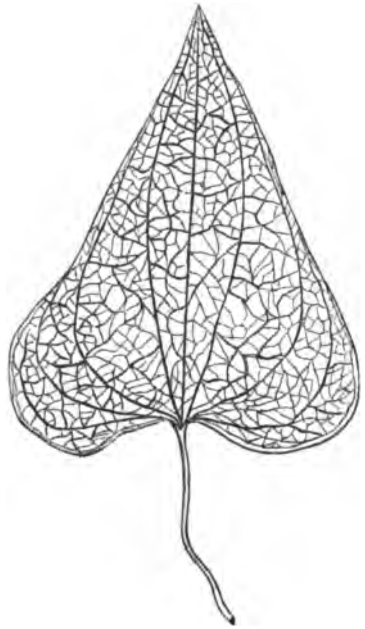
Fig. 16. (B. 514.) Nervation von *Ficus martinicensis* (A) und *Acer platanoides* (B); m Mittelnerv, n I Seitennerv erster Ordnung.

Aber auch diese Nervationscharaktere, wie sie eben als typisch für die beiden Entwicklungsreiche geschildert wurden, sind nicht ausnahmefrei. Von Monokotylen gehören besonders die Blätter der Dioscoreen, Taccaceen und einer grossen Zahl von Smilaceen dem netzadrigen Typus der Dikotylen an, allerdings nicht rein; und es gesellen sich dann noch schwächere Ausnahmen in Araceen und Hydrocharideen hinzu, welche eine Nervation gemischter Art zeigen, jedoch mehr dem monokotylen Typus sich anschliessend. — Unter den Dikotylen haben die auch äusserlich den Blättern mancher Monokotylen *(Pandanus!)* täuschend gleichenden Blätter der Umbelliferen-Gattung *Eryngium* den streifigen Typus in ihrer Nervation. Sie sind kürzlich von Möbius[2]) genau anatomisch untersucht, wobei sich herausgestellt hat, dass die Aehnlichkeit nicht auf Täuschung beruht, sondern im Wesen des Bündelverlaufs, unterstützt durch den hypodermalen Verlauf isolirter Bastfaserstränge, begründet liegt: die parallelen Bündel anastomosiren mit einander nur in den die Hohlräume des Blattes durchsetzenden Diaphragmen. Aber ein interessanter Nebenumstand ist dabei beobachtet, dass nämlich von den Kotyledonen einschliesslich an die Primärblätter netzadrig sind und in dikotyler Weise anastomosiren, bis die älter werdenden Blätter bei immer schmälerer Gesammtform einen parallelen Verlauf in ihren Hauptfibrovasalsträngen annehmen, dabei zunächst noch netzadrige Anastomosen behalten, bis schliesslich dieselben durch die monokotylen-artigen, leiterförmigen Verbindungen ersetzt werden. Dadurch, und durch den ganzen mit den Blättern vor sich gehenden Umbildungsprozess überhaupt, erscheint diese Abweichung vom dikotylen Typus doch meiner Ansicht nach nur als eine repräsentative Aehnlichkeit den Monokotylen gegenüber, als eine biologische Neubildung, nur dadurch merkwürdig, dass sie in den zweiten stark ausgeprägten Typus hineinschlägt. Erst im Laufe längerer Zeiträume scheint sich diese Umbildung durch die Primärblätter rückwärts hindurch auf die Embryonalanlage zu erstrecken.

---

[1]) Vergleiche die Abbildungen in Ettingshausen, Die Blattskelette der Dikotyledonen, Wien 1861 (fol.).

[2]) Untersuchungen über d. Morphologie und Anatomie der Monokotylen-ähnlichen Eryngien. Pringsheim's Jahrbücher f. wiss. Botanik, Bd. XIX, 51 SS. mit Taf. XXII—XXIV.



(B. 515.) Fig. 17.

Nervation des Blattes von *Dioscorea Batatas* in natürlicher Grösse. Die erst bei mikroskopischer Betrachtung sichtbar wedenden freien Nervenendigungen innerhalb der Maschen sind fortgelassen.

Nicht so einfach gestaltet sich die Sache bei den Ausnahmen, welche aus dem Reiche der Monokotylen zum dikotylen Typus hinneigen. Während wir in den *Eryngium*-Arten nur abnorme Theile einer sonst normalen dikotylen Gattung vor uns hatten, sehen wir bei den Dioscoreen und Verwandten eine ganze Gruppe mit anderer Nervation behaftet, auf welche aus diesem Grunde Lindley[1]) einen systematischen Verwandtschaftskreis mit dem Namen *Dictyogenae* begründen und denselben vermittelnd zwischen Mono- und Dikotylen einschalten wollte. Wie Fig. 17 zeigt, ist übrigens der streifige Nerventypus nicht völlig verloren gegangen bei diesen Dictyogenen, die ich selbst als »monokotyle Dictyoneuren« bezeichnen will. Unter Berücksichtigung der herzförmigen Gestalt der Lamina können die Hauptgefässbündel eines monokotylen Blattes nicht wohl anders verlaufen, als es hier der Fall ist, während ein normales dikotyles Blatt den starken sympodial gebildeten Randnerv an jeder Seite der Lamina besitzen würde. Aber das Maschennetz der Nerven zweiter und höherer Ordnung ist allerdings da und es fehlen auch nicht zahlreiche freie Nervenendigungen inmitten der kleinsten Maschen, obgleich viele Maschen ohne ein in sie hinein sich ergiessendes freies Nervenende vorhanden sind. Beachtet man, dass *Dioscorea* auch gegenständige Blätter besitzt in manchen ihrer Arten, dass die Dioscoreen überhaupt wie viele Smilaceen mit reich aus den Blattachseln verzweigten Stengeln klettern, dass die Stengelanatomie abweichend ist, dass diese — wie schon Lindley bemerkte — ebenso wie die Blüthen in manchen Stücken an *Cocculus* oder *Menispermum*, also an dikotyle Gattungen aus dem Verwandtschaftskreise der Ranunculaceen, erinnern, so kann man sich Lindley's Urtheil erklären, dass diese Dictyoneuren nur noch durch den monokotylen Embryo mit ihrem Entwicklungsreiche fest zusammenhängen. Jetzt weiss man nun auch, — wie oben pag. 306 hervorgehoben wurde, — dass der Embryo vom normalen Bau der Monokotylen bedeutend abweicht, ohne allerdings seinen monokotylen Charakter einzubüssen. Trotzdem darf man aber deswegen nicht voreilig meinen, die beiden Reiche der Mono- und Dikotylen hingen hier in geschlossener Kette zusammen. Die Dictyoneuren finden auch in Liliaceen *(Lilium giganteum* wird von LINDLEY selbst angegeben) Nervations-Aehnlichkeiten; sie hängen, wie HOOKER[1]) in Bekämpfung der LINDLEY'schen Ansicht angab, durch *Lapageria* und *Philesia* mit den echten Liliaceen *Callixene* und *Drymophila* wahrhaft verwandtschaftlich zusammen. Für den Vergleich mit den Menispermeen spricht hinsichtlich der Blüthe nur das Diagramm des Perianths und Andröceums; das Gynäceum ist von fundamentaler Verschiedenheit und bildet dieser entsprechende Samen aus. Ein gleiches Diagramm kann aber leicht bei sehr ungleicher Organisation herauskommen, wenn im Blüthennumerus und in der Cyklus-Zahl die Bedingungen dazu gegeben sind; dann könnte man ebenso *Rumex* mit *Dioscorea* vergleichen wollen. Auch die Menispermeen klettern, und so sind gewisse gemeinsame Züge der biologischen Struktur und des Habitus nothwendig und erklärlich; aber die Anordnung der einzelnen Formelemente in den Fibrovasalsträngen ist bei den Dioscoreen ganz verschieden und gehört unstreitig zum monokotylen Typus.

---

[1]) Bot. Reg. 1839, und Vegetable Kingdom (1853), pag. 211.

Wenn also auch keine Uebergangsbildung in diesen Dictyoneuren erblickt werden kann, so geben sie doch Veranlassung genug zur Prüfung und Untersuchung. Sehr schwierig ist zu entscheiden, ob wir in ihnen Reste alter monokotyler Urtypen, bis zur Gegenwart neben »normal« ausgeprägten Monokotylen erhalten, vor uns sehen und demnach aus ihnen die Folgerung ableiten dürfen, dass die alten Monokotyledonen aus dikotylen Gymnospermen nach Art der jetzigen Dikotyledonen ihren Ursprung gehabt hätten, oder ob wir auch in ihnen Neubildungen mit Hinneigung zum dikotylen Typus zu sehen haben; das wäre dann also auch hier wiederum eine repräsentative Aehnlichkeit. Diese Frage ist noch nicht zur Entscheidung reif. Systematisch darf man sicher LINDLEY in der Aufstellung einer eigenen Uebergangsklasse [zu welcher dieser Autor auch noch die vielumworbenen Aristolochiaceen zu stellen Neigung hatte[2])] auf den Ordnungen *Dioscoreaceae, Smilacineae, Philesiaceae, Trilliaceae* und *Roxburghiaceae* nicht folgen, während es mir schon allein durch ihre anatomischen Besonderheiten gerechtfertigt erscheint, eine eigene monokotyle Klasse *(Dictyoneurae)* aus ihnen zu bilden.

Inflorescenz. — Verschiedenheiten durchgreifender Art sind zwischen Mono- und Dikotylen nicht zu finden, ausser dass die bei Dikotylen mit gegenständig-gekreuzter Blattstellung so häufig zu findenden dichasialen Cymen den Monokotylen abgehen müssen; auch zeigen nur die monokotylen Inflorescenzen an ihren Auszweigungen und unter den Blüthen selbst je ein adossirtes Vorblatt (vergl. »Morphologie« in Bd. I, pag. 706), während die Mehrzahl der Dikotylen mit 2 seitlich stehenden Vorblättern einsetzt. Einzelne Monokotylen sind mit zwei Vorblättern beobachtet, mehrere Dikotylen mit nur einem, welches aber alsdann nicht scharf adossirt ist[3]).

Die Blüthen erfordern eine eingehendere Besprechung hinsichtlich der Charaktereigenschaften beider Entwicklungsreiche, wobei der Bau des Embryos als nicht zum Blüthencharakter zugehörig betrachtet wird. Da die Samenknospen beider auch keine durchgreifende Verschiedenheiten zeigen, sondern besondere Eigenthümlichkeiten sich höchstens auf bestimmte Ordnungen und Klassen beschränken, da die Entwicklungshöhe, bis zu welcher die reifenden Samen den Embryo gelangen lassen, ebenfalls bei beiden in so fern gleich ist, als der den

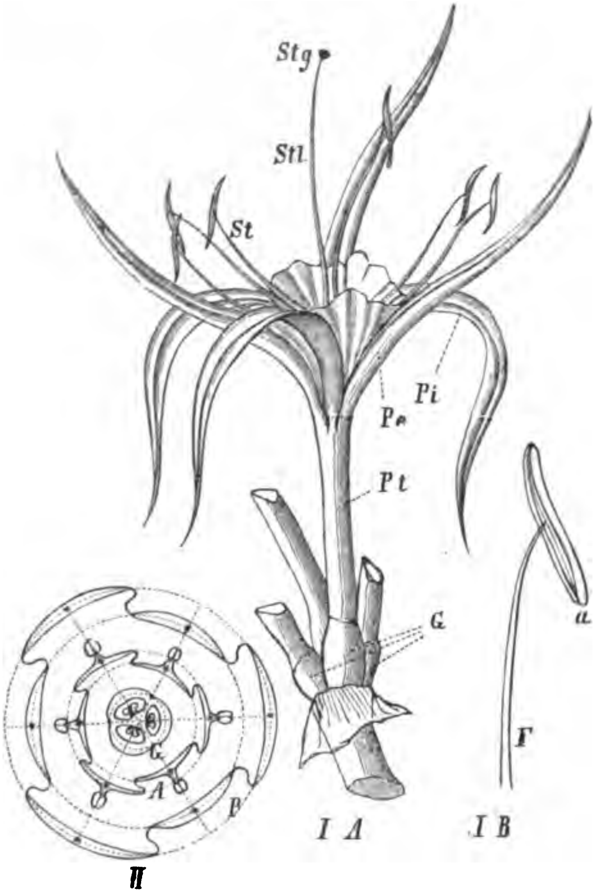
---

[1]) Flora antarctica, Bd. II, pag. 355.

[2]) Vegetable Kingdom pag. 793.

[3]) EICHLER, Blüthendiagramme, Theil I, pag. 21.

Embryosack ganz allein ausfüllende, endospermlose »*Embryo macroblastus*« neben allen niederen Ausbildungsstufen sich in Mono- und Dikotylen findet, (in den letzteren aber viel häufiger!), da endlich die Staubblätter so wie so im ganzen Angiospermenreiche recht gleichmässig organisirt zu sein pflegen, so bleibt die Besprechung naturgemäss an den Stellungs- und Insertionsverhältnissen der einzelnen Blüthencyklen haften, also an den Dingen, welche durch Diagramme und Blüthenformeln ausgedrückt werden. Hier sollen die Unterschiede zunächst, als die allein scharf ausdrückbaren, besprochen werden in den Blüthen, welche mit einem dicyklischen Perianthium, oder nach gewöhnlicher Sprechweise mit Kelch und Blumenkrone versehen sind.



(B. 516.) Fig. 18.
Hymenocallis adnata, Blüthe und Diagramm. (Erklärung im Text und pag. 242).

Hier zeigt sich sogleich ein merkwürdiger Unterschied darin, dass die Monokotylen einer gleichen Ausbildungsweise in den beiden Cyklen des Perianthiums zustreben, während die Dikotylen typisch[1]) die durch den verschiedenen Ursprung bedingte Verschiedenheit von Kelch und Corolle aufrecht erhalten. So geschieht es, dass sich eine grosse Reihe monokotyler Ordnungen durch das *Perianthium aequale* auszeichnet, welches bei der nur selten mit Ausnahmen behafteten Trimerie der Blüthe mit P3 + 3 bezeichnet werden mag; von Ordnungen mit deutlich grünem Kelche (Commelinaceen, Hydrocharideen, Alismaceen), ansteigend zu Ordnungen mit schon corollinisch gefärbtem Kelche (Bromeliaceen, Scitamineen) erreicht diese petaloide Textur des äusseren trimeren Perianthcyklus seine grösste Höhe in Liliaceen, Smilaceen, Irideen, Amaryllideen und Verwandten, wo sich die beiden Cyklen oft eben nur durch die Stellung als äussere oder innere unterscheiden. Hier kann es dann sogar vorkommen, dass beide Cyklen durch Verwachsung eine gemeinsame, in sechs sehr ähnlich gestaltete Zipfel auslaufende Kronröhre bilden, wie es in Glockenform *Convallaria majalis*, in Trichterform die nebenstehend (Fig. 18) dargestellte Amaryllidee zeigt. Blüthen dieser letzteren Art können immer nur solche des monokotylen Entwicklungsreiches sein; denn wenn auch in gewissen dikotylen Ordnungen, wie z. B. bei den Jussieuaceen in der bekannten Gattung *Fuchsia,* der Kelch corollinische Färbung und Textur annimmt, so bleibt doch sein Cyklus scharf von dem der Corolle gesondert; sind in anderen Fällen bei den Dikotylen, wie z. B. bei *Primula,* die Kelchblätter gamosepal und die Blumenblätter gamopetal, so stehen alsdann zwei getrennte Röhren in einander eingefügt, der Corollentubus vom Kelchtubus umschlossen.

---

[1]) Diejenigen Charaktere, welche in grosser Allgemeinheit durch Sippen hindurchgehen, aber an den verschiedensten Stellen durch gelegentliche Ausnahmen abgeschwächt auftreten, nennt man »typisch« für dieselben.

An Stelle von eucyklischen Blüthen besitzen auch die Monokotylen spiroidische, ohne dass damit eine wesentliche Aenderung einträte; die Formel bleibt nach wie vor P3 + 3, und ein continuirlicher Fortlauf der Spirale, der die Alternanz stören würde, findet nicht statt. Immer besteht der äussere und innere Perianthiumkreis, sowohl bei den normal trimeren als auch bei den ausnahmsweise 4- oder 2-gliedrigen Blüthen der Monokotylen, aus je einem einzigen Cyklus in scharfer Quirl- oder sich deckender Spiralstellung.

Die Dikotylen zeigen viel mehr Ungleichförmigkeiten in der Anordnung von Kelch und Corolle, für welche beide die Pentamerie als häufigste Regel, darauf folgend die Tetramerie beobachtet wird; doch sind auch 2-, 3-, 6- und mehrgliedrige Cyklen nicht eben selten. Bei viergliedrigen Kelchen sind Anzeichen vorhanden, dass sie phylogenetisch aus zwei gegenständig-gekreuzten zweigliedrigen Kreisen sich herleiteten; (vergl. z. B. das oben, pag. 246, über die Antholyse von *Fuchsia* mit Figur 10 Gesagte). Für die fünfgliedrigen Kelche der Dikotylen hat Eichler die gleiche Theorie der Zusammensetzung aus zwei Cyklen aufgestellt[1]), welche er selbst allerdings später abgeschwächt hat[2]); allein wenn man von den dazwischen laufenden Fragen absieht, wie man sich den Umsatz aus Spirale in Quirl zu denken habe, so könnte diese Theorie als phylogenetische Betrachtungsweise für die Entstehung des dikotylen Kelches doch recht wohl aufrecht erhalten bleiben, mindestens zur strengen Durchuntersuchung von diesem Gesichtspunkte aus empfohlen werden. Denn der Möglichkeit, eine solche Theorie aufstellen zu können, muss doch auch immer ein bestimmtes Verhalten zu Grunde liegen, sofern die fundamentalen Beobachtungen selbst richtig angestellt sind; und daran ist gar kein Zweifel. Eichler also spricht die Ansicht aus, dass die nach der Spirale $\frac{2}{5}$ gebildeten dikotylen Kelche (s. Figur 19, S_1—S_5) das Aequivalent zweier Cyklen seien, dass sie aus der Vereinigung eines di- und eines trimeren möglichst mit einander nach Alternanz gestellten Cyklus sich herausgebildet hätten; S_1 und S_2 würden den äusseren, S_3—S_5 den inneren Cyklus darstellen. Bekanntlich halte ich selbst die Anschauung aufrecht, dass der Kelch phylogenetisch Hochblattcharakter hat, und ich kann dies mit Eichler's Theorie sogleich darin vereinigen, dass dann, wenn bei den Dikotylen die Vorblätter der Blüthe, von denen die Dikotylen typisch zwei haben, fehlen, die beiden äussersten Sepalen, oder nach Eichler's Theorie der äussere dimere Kelchcyklus, so genau als möglich in die Vorblattstellung einrücken[3]). Wenn dagegen die beiden Vorblätter der Regel gemäss in transversaler Stellung zur Blüthenachse vorhanden sind, so stellen sich die beiden äussersten Sepalen möglichst mit denselben in Alternanz, indem eins von ihnen in die Medianlinie fällt, wie in dem hier (Fig. 19) dargestellten Diagramm des Kelchblatt S_2. Aus dieser Betrachtungsweise des

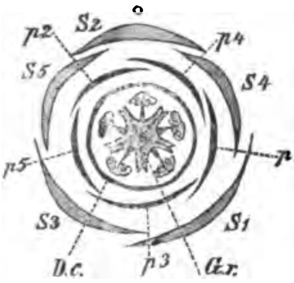
---

[1]) Blüthendiagramme, Thl. I (Leipzig 1875), pag. 16—20.

[2]) Ebendaselbst, Thl. II (Leipzig 1878), pag. 15.

[3]) Siehe Eichler, Blüthendiagramme, Thl. I. pag. 18.

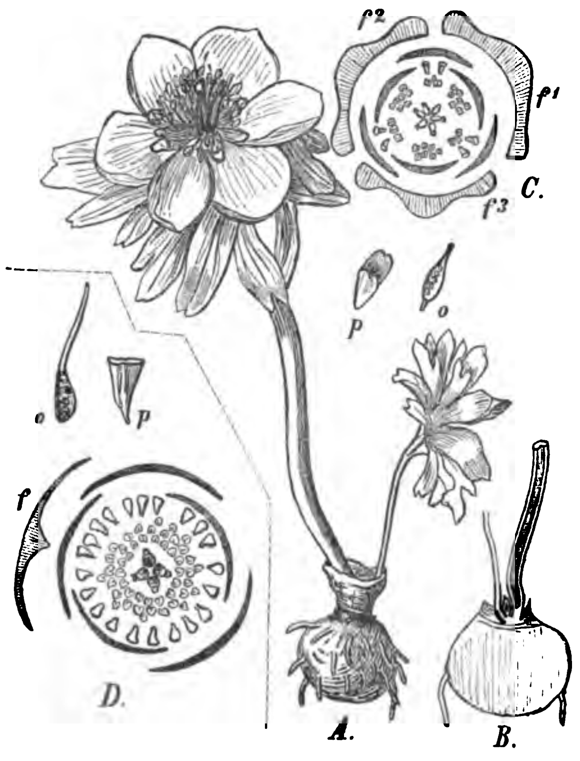
Kelches würde sich das Umsetzen zweier trimerer Kelchcyklen in einen nach $\frac{2}{5}$ construirten pentameren Cyklus leicht erklären, was überhaupt zur Aufstellung der genannten Theorie Veranlassung gab. Es ist interessant, dass die deutlicheren Beweisstücke dafür sich grösstentheils in dem Verwandtschaftskreise der Ranunculaceen, Berberideen und anderer Ordnungen finden, für welche schon oben (pag. 249) die verhältnissmässig niedere Blüthenorganisation im Perianthium berührt wurde. In weiterer Ausbildung des Perianths scheinen sich die vermutheten zwei Cyklen des Kelches nicht mehr zu lockern, verwachsen im Gegentheile oft unter sich zu einer gemeinsamen Röhre.



(B. 517.) Fig. 19.
Diagramm einer durchgängig pentameren Dikotyle, *Wielandia elegans*; S die Sepalen, p die Petalen. Zwischen Corolle und Andröceum ist ein becherförmiger Discus (D. c.) eingeschaltet. (Nach BAILLON).

Jedenfalls alternirt nun die Corolle sowohl in den tetra- als in den pentameren Blüthen so mit dem Kelche, als wenn derselbe ein durchaus einheitlicher Cyklus wäre, und die Corolle selbst erscheint auch nach allen Beweisgründen in den Blüthen nach der Formel K5 C5 dem Kelche gegenüber monocyklisch und nach den Regeln einfacher Alternanz geordnet.

Wenn die Dikotylen, was ebenfalls in dem Verwandtschaftskreise der Ranunculaceen nicht selten ist und sich ebenso bei Lauraceen und Polygoneen findet, trimer gebaute Blüthen haben, dann gilt für sie, wie zu erwarten, das von den Monokotylen hinsichtlich des nach P3+3 oder K3+C3 gebauten Perianths gesagte, und solche trimere Blüthen lassen sich daher zumal bei äusserlichen Aehnlichkeiten anderer Art am ehesten in beiden Entwicklungsreichen vergleichen.



(B. 518.) Fig. 20.
Eranthis hiemalis (A—C), und Diagramm von *Helleborus*. (Erklärung im Text).

Eine solche Blüthe zeigt die nebenstehend Fig. 20 abgebildete und im Diagramm erläuterte *Eranthis hiemalis*. Der Kelch wird bei ihr durch die drei den Laubblättern noch direkt vergleichbaren Hochblätter F 1, F 2 und F 3 ersetzt; mit diesem Cyklus alternirt ein äusserer, und mit diesem letzteren ein innerer Cyklus der Corolle. Das ist nun aber auch schon wieder eine Abweichung vom monokotylen Charakter: Dieser würde nach der Anlegung des einen Kelchcyklus F1—F3 nur noch einen Cyklus von Petalen verlangen, und auf diesen sogleich das Andröceum folgen lassen. —

Das hier ebenfalls unter D mitgetheilte Diagramm von *Helle-*

borus zeigt aus derselben Ordnung dagegen den Kelch mit einem schräg nach links oben gestellten Vorblatt *f* der Blüthe, wiederum günstig für die Anschauung seiner phylogenetischen Bildung aus einem äusseren dimeren und einem inneren trimeren Cyklus gebildet.

Aber solche trimere Blüthen sind im dikotylen Reich im Vergleich mit der Masse 4- und 5-gliedriger Blüthen doch nur bei wenigen Ordnungen regelmässig zu findende Ausnahmen, und wenn man das Recht haben sollte, die Kelche jener als aus K 2 + 2 und K 2 + 3 phylogenetisch zusammengezogen zu betrachten, so würde für die Trennung beider Entwickelungsreiche ein höheres Argument gefunden sein als die einfachen Zahlen 3, bezüglich 4 und 5, weil der Beginn der dikotylen Blüthencyklen damit dem Hochblattcharakter dieses Entwicklungsreiches typisch entspräche.

Wenn auch die Corolle der Dikotylen das Verhalten zeigt, als ein einziger Cyklus mit dem Kelche zu alterniren und nicht aus zwei zusammengezogenen Cyklen gebildet zu sein, so hindert das doch nicht ein gleiches Verhalten wie beim Kelche in den Fällen, wo der Kelch fehlt oder auch noch nicht aus hoch inserirten Laubblättern zum richtigen Kelchcyklus geworden ist. Die eben erwähnte *Eranthis hiemalis* beweist dies ja, und ebenso das frühere, pag. 248 geschilderte Verhalten von *Hepatica triloba,* bei welcher Ranunculacee die Corolle zwar am häufigsten als C 3 + 3, doch auch eben nicht selten als C 5 nach 2/5 gebildet ist. Dies lässt vermuthen, dass auch in der dikotylen Corolle ursprünglich dasselbe Bildungsgesetz wie im Kelche vorgelegen hat, dass es aber aus dem für Cyklen notwendigen Alternanzverhältniss zu einander der Beobachtung unzugänglich wird und dem oberen Bildungsgesetze gehorcht, die Petalen in die vorhandenen Lücken der Sepalen einzustellen. Ist es doch schliesslich auch bei der Alternanz der trimeren Cyklen nicht anders.

Die Staminen und Ovarien folgen nun in beiden Entwicklungsreichen, sofern nicht eintretende Zygomorphie Aenderungen bedingt, dem im Kelch begonnenen Bauplane; das Andröceum besteht bei den Monokotylen typisch aus zwei Cyklen, bei den Dikotylen ebensowohl aus einem als aus zwei; das Gynäceum besteht am häufigsten aus einem Cyklus, von dem bei den Monokotylen selten und bei den Dikotylen sehr häufig eine grössere oder geringere Zahl von Gliedern ausfallen. So entsteht dann bei den Monokotylen das typische Diagramm:

P 3 + 3 A 3 + 3 G (3),

wie es in Figur 18 zum Ausdrucke gelangt, während wir für die Dikotylen als häufigste Blüthenformeln zu nennen haben:

K 5 C 5 A 5 G (2 bis 5)
K 4 C 4 A 4 G (2 bis 4)
K 5 C 5 A 5 + 5 G (2 bis 5)
K 4 C 4 A 4 + 4 G (2 bis 4)

mit allen möglichen Abweichungen durch gelegentlich ausgeprägten anderen Blüthennumerus und durch in allen Organcyklen, am seltensten im Kelch, vorkommende Polymerie mit spiroidischer Anordnung der einzelnen Glieder. Dabei findet in beiden Reichen Alternanz der Cyklen statt; während aber die Monokotylen fast nirgends Ausnahmen von der normalen Alternanz zeigen, nur bei den Irideen durch den bewiesenen Abortus des inneren Staminalcyklus, zeigen die Dikotylen eine nicht unbeträchtliche Reihe von Stellungsabweichungen, so dass man im Allgemeinen behaupten kann: wo wir in aktinomorphen Blüthen Abweichungen von der Alternanz der Cyklen finden, gehören dieselben zu den Dikotylen.

Eine solche Abweichung liegt dem von Robert Brown gelegentlich bemerkten

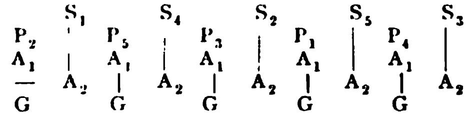
Satze[1]) theilweise mit zu Grunde, dass im Falle der Isomerie von Gynäceum und Corolle (also $G3$ bei $C3$, $G4$ oder $G5$ bei $C4$ oder $C5$) die Stellung der mit den Petalen gleichzähligen Ovarien in den beiden Hauptabtheilungen der Angiospermen verschieden sei, dass diese Ovarien nämlich bei den Monokotylen den Sepalen gegenüberständen, bei den Dikotylen dagegen den Petalen.[2]) Diese Stellungsregel würde, wenn sie sich streng bewahrheitete, einen vortrefflichen Unterschied beider gewähren und es ist daher etwas näher darauf einzugehen. — In einer sehr grossen Zahl von Fällen erklärt sie sich einfach bedingt dadurch, dass das monokotyle Andröceum aus zwei, das dikotyle häufig nur aus einem Staminalcyklus besteht; dabei müssen, wie die zwei in Formeln ausgedrückten Beispiele zeigen, notwendiger Weise dem Alternanzgesetz zu Folge die Ovarien bei solchen Dikotylen die Stelle des inneren monokotylen Staminalcyklus einnehmen;

Monokotylen: $P3 \quad + 3 \quad A3 + 3 \quad G3$

Dikotylen: $K5 \quad C5 \quad A5 \ldots \downarrow \ldots G5$

Während sich dies von selbst versteht, liegt die Sache ganz anders bei den mit zwei alternirenden Staminalcyklen versehenen Dikotylen, da bei ihnen an sich die Ovarien ebenso wie bei den Monokotylen antisepal sein müssen. Das ist aber nicht der Fall in den »obdiplostemonen Blüthen« (s. Morphologie, Bd. I, pag. 710 bis 711), wo thatsächlich eine Umkehr des zu erwartenden Stellungsverhältnisses im Sinne von R. Brown's Regel stattfindet.

Bezeichnen wir den Kelchcyklus einer dikotylen pentameren obdiplostemonen Blüthe mit $S1—S5$, den Corollencyklus mit $P1—P5$, den äusseren Staminalcyklus mit $A1$, den inneren mit $A2$, die Ovarien mit G, so ist die Stellung aller dieser Cyklen in einer aufgeschnitten und abgerollt gedachten Blüthe:


S_1 S_4 S_2 S_5 S_3
P_2 P_5 P_3 P_1 P_4
A_1 A_1 A_1 A_1 A_1
— A_2 A_2 A_2 A_2 A_2
G G G G G

Indem also bei Beginn des Andröceums die Alternanz dadurch gestört wird, dass der äussere Staminalcyklus antipetal wird, müssen dann nothwendiger Weise auch die Ovarien antipetal werden.

Diese Stellung zeigen von gamopetalen dikotylen Ordnungen zunächst die von Eichler[3]) *Obdiplostemones* genannten Gruppen: Epacrideen, Ericaceen, Pyrolaceen und Verwandte. Bei den Campanulaceen und Cucurbitaceen ist die Deutung der zu einem unterständigen Fruchtknoten verschmolzenen Ovarien hinsichtlich ihrer Stellung derart gemacht, dass darnach diese Ordnungen die Ovarien antisepal stellten und also nicht nach der R. Brown'schen Regel, obgleich nur ein einziger Andröcealcyklus vorhanden ist. Durchaus nicht fallen unter die R. Brown'sche Regel die Primulaceen, Plumbagineen, Diospyreen und Verwandte. — Von choripetalen grösseren oder gut bekannten Ordnungen stellen folgende ihre isomeren Ovarien antipetal gemäss der R. Brown'schen Regel: die Jussieuaceen (Onagrarien), Philadelpheen, Francoaceen, Crassulaceen, Rutaceen, Zygophylleen, Ternstroemiaceen, Geraniaceen, und die Sarraceniaceen bei polycyklischem Andröceum; andere Ordnungen zeigen mit theils antipetalen, theils antisepalen Ovarien ein schwankendes Verhalten: Lythraceen, Melastomaceen, Caryophylleen, Malvaceen und Tiliaceen; endlich stellen folgende entgegen der R. BROWN'schen Regel die Ovarien antisepal: die Pomaceen und Spiraeaceen, Rhamneen, Fumariaceen, Resedaceen, Elatineen, auch *Coriaria* und *Carica;* und endlich die trimeren Ordnungen Lauraceen und Polygoneen, welche auch in dieser Hinsicht diagrammatisch mit den Monokotylen übereinstimmen.

---

[1]) Vermischte botanische Schriften, Bd IV, pag. 68—69.

[2]) Diese Stellungen sollen kurz als »antisepal« und »antipetal« bezeichnet werden; den anderweit dafür benutzten Ausdruck »episepal« und »epipetal« beziehe ich selbst stets auf die Insertion des Andröceums im Kelch oder in der Korolle.

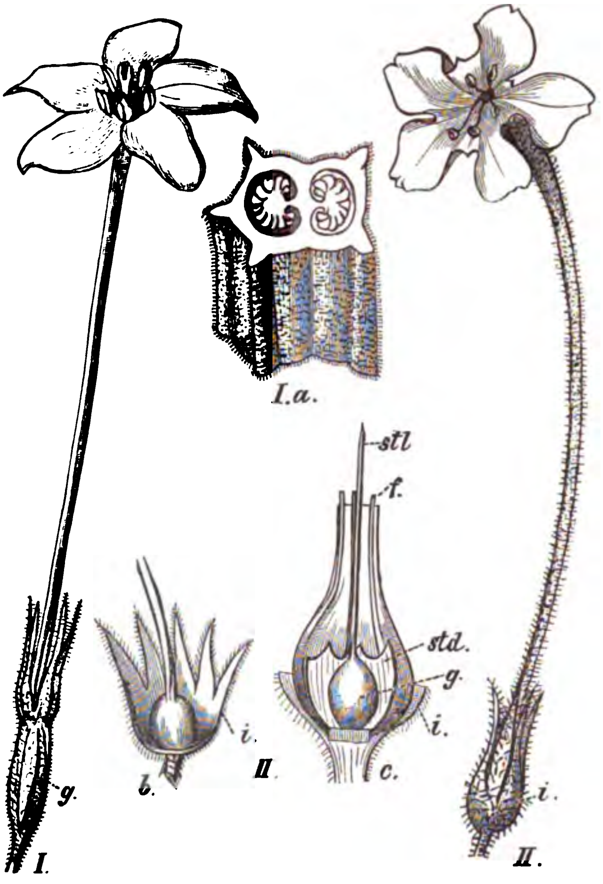
[3]) Blüthendiagramme, Bd. I, pag. 335. — Dasselbe Werk ist auch für die folgenden Zusammenstellungen massgebend gewesen. — Ueber Obdiplostemonie der Dikotylen vergleiche daselbst Bd. II, pag. XVIII—XX.

[4]) Eichler, Blüthendiagramme, Bd. I, pag. 92, 93.

Bei diesen, den Monokotylen, sind mir nur vereinzelte Fälle bekannt geworden, in dem die drei Ovarien gegen die Regel antipetal stehen, nämlich sobald sich zwischen Corolle und Gynäceum nur ein dreigliedriger Staminal- oder Staminodialcyklus einschaltet. Das ist aber sehr selten und fast niemals ausschliesslicher Charakter einer bestimmten Ordnung. In dieser Beziehung, als Ordnung, sind mir nur die Mayacaceen bekannt geworden, die ich aber selbst zu untersuchen nicht Gelegenheit hatte; hier ist das Andröceum durch einen dreigliedrigen Cyklus vertreten, mit dem die Ovarien direct alternieren. Sonst pflegt ein zweiter dreigliedriger Staminalcyklus auch da, wo er nicht in fruchtbaren Gliedern auftritt, in Staminodien oder in der antisepalen Stellung der Ovarien sich zu verrathen. Aehnlich in weiblichen Blüthen wie bei *Vallisneria,* wo das Andröceum nur durch einen Staminodialcyklus angedeutet ist und daher die Ovarien ebenfalls antipetal stehen; diesen Fall bilden EICHLER's Blüthendiagramme ab. — Es hat sich also herausgestellt, dass bei den Monokotylen mit dicyklischem Perianthium die Ovarien dem äusseren Cyklus desselben gegenüber stehen, während die isomeren Dikotylen je nach vorhandener Obdiplostemonie oder nicht in einer grösseren Zahl von Ordnungen die Ovarien antipetal, in einer kleineren Zahl antisepal stellen. Die antipetale Stellung ist demnach eine fast ausschliessliche Eigenschaft bestimmter Dikotylen.

Andere Stellungsabweichungen betreffen die antipetale Stellung des einzigen Staminalcyklus, welche durch das Diagramm von *Statice* in Band I, pag. 702, Fig. 26, I, erläutert ist und sich hauptsächlich bei Primulaceen, Plumbagineen, Rhamneen und Ampelideen findet, also bei gamopetalen und choripetalen Dikotylen. Diese Blüthen harren allerdings in Hinsicht auf diese auch unter den Dikotylen sehr seltenen Anomalie noch einer befriedigenden Erklärung, und wenn es sich bestätigen sollte, dass z. B. bei den Primulaceen die Corolle als secundäre Sprossung der Staminen auftritt (vergl. Bd. III, Th. I, pag. 293 unter Entwickelungsgeschichte der Blüthe), so würde sich dann allerdings bei *Potamogeton* (s. oben pag. 302) auch unter den Monokotylen etwas Aehnliches finden. Thatsache ist jedoch, dass die Dikotylen allein eine grössere Zahl erklärungsbedürftiger Stellungsverhältnisse im Blüthendiagramm aufweisen. —

Die Zahl der Ordnungen, in denen bei den Dikotylen die von R. BROWN aufgestellte Regel zu prüfen war, ist aus dem Grunde eine verhältnismässig geringfügige, weil die sich auf das Gynäceum fortsetzende Isomerie bei ihnen viel seltener vorkommt, als bei den Monokotylen. Für letztere galt ja in den dichlamydeischen Blüthen die pag. 315 angegebene Formel ($P3 + 3A3 + 3G3$) während für die Dikotylen im Gynäceum der beschränkende Zusatz G (2—5) zu machen war; die Heteromerie, d. h. das Umsetzen des ursprünglichen Blüthennumerus in andere Zahlen, ist gerade für das dikotyle Gynäceum sehr gewöhnlich, und zwar gleichgültig, ob die Blüthe sonst zygomorph oder aktinomorph ist. Die Zahl der Ovarien reducirt sich am häufigsten, wie Fig. 21 in der dargestellten *Lindenia* zeigt, auf 2, so dass die Formel $K5\,C5\,A5\,G2$ eine sehr häufig wiederkehrende ist. Bei den Monokotylen ist die Heteromerie des Gynäceums dagegen, wenn wir von gelegentlichen einzelnen Ausnahmen absehen, bei den dichlamydeischen Blüthen nicht zu beobachten, sondern nur bei den mono- oder achlamydeischen; gemeinsam wenigen Monokotylen und einer grösseren Zahl von Dikotylen ist dagegen die entgegengesetzte Möglichkeit, dass im Gynäceum plötzlich Polymerie eintritt und die Ovarien nach G ∞ spiroidisch angeordnet sind.



(B. 519.) Fig. 21.

I. Blüthe von *Lindenia vitiensis*, etwas verkleinert; g der unterständige Fruchtknoten, von dem ein Stück unter I a vergrössert im Querschnitt dargestellt ist: Fruchtknoten zweifächerig, in jedem Fach eine rings mit Samenknospen bedeckte Placenta. — II. Blüthe von *Mirabilis longiflora* in wirklicher Grösse; i das kelchartige Involucrum; in b. dasselbe aufgeschnitten um den kugeligen Theil des langen Blumenrohres zu zeigen; in c. Längsschnitt durch dasselbe mit 3 von den 5 Filamenten (f.) und einem halbirten Kranze von Staminodien (std.); der eiförmige Fruchtknoten (g.) im Centrum mit der Basis des Stylus (stl.).

Die Heteromerie ist in der durch die Figur erläuterten Pflanze um so auffälliger, als bei dieser Rubiacee der Fruchtknoten unterständig geworden ist; es passt daher, wie der Durchschnitt zeigt, die regelmässige Anordnung der am Fruchtknoten in die Höhe laufenden 5 Kelchstreifen, die oben in 5 freie Zipfel enden, gar nicht in die Querschnittsform des Germen hinein, so dass das eine Fach deren 2, das andere 3 trägt. Dieses Verhältniss ist aber gar nicht selten, ebenso z. B. bei Umbelliferen und manchen Saxifrageen.

Die monochlamydeischen Blüthen lassen sich nicht in so eingehender Weise vergleichen als die dichlamydeischen bei der Entwicklungsreiche; sie sind überdies bei den Monokotylen wenig verbreitet, wenn wir die der Erklärung bedürftigen Fälle einstweilen ausser Acht lassen, wo vielleicht der phylogenetische Kelch für sich allein in zwei Cyklen ohne Corolle (entsprechend ***Rumex*** unter den Dikotylen) entwickelt und also auch eine verkappte Monochlamydie vertreten ist. Deutliche monokotyle Monochlamydeen sind nur in der Klasse der Spadicifloren (bei Araceen, Cyclanthaceen u. a.) recht zu Hause und haben immer sehr einfache, grünliche und kelchartige, wenig entwickelte Blüthenhüllen. Während diese sich auch ähnlich bei vielen Dikotylen finden, ist in diesem Entwicklungsreich die monochlamydeische Hülle manchmal zu grosser Entwicklung gelangt und zeigt ganz den Charakter einer Corolle, die sie auch wahrscheinlich phylogenetisch vorstellt. Man vergegenwärtige sich eine Blüthe von *Daphne* neben einer von *Syringa:* ausser dem kleinen grünen Kelche unterhalb des Blumenrohres von *Syringa,* der hinwiederum unter dem Blumenrohre von *Daphne* fehlt, ist kein grosser Unterschied in der Gesammtorganisation, zumal in beiden Blumenkronröhren die Staminen eingefügt stehen. Es scheint zunächst, als ob bei den Dikotylen, wenn überhaupt die Staminalinsertion auf der Innenseite eines Perianthiumcyklus erfolgt, dieser Cyklus immer eine Corolle darstellte. Fig. 21, II, zeigt eine monochlamydeische Blüthe anderer Organisation, wo die 5 Staminen im Innern eines sehr engen (in c aufgeschnittenen und ausgebreiteten) »Perigontubus« inserirt sind, welcher in seinem bauchig erweiterten Grunde zugleich noch ganz freistehend einen zu einer fünfzähnigen Glocke umgebildeten Staminodialcyklus einschliesst (std; die beiden vorderen Staminodien fortgeschnitten, um das Germen zu entblössen); am Grunde dieses »Perigontubus« steht ein grünes, fünfspaltiges Organ, genau von der Stellung und Struktur eines aus 5 Sepalen verwachsenen Kelches, und an sich nicht zu unterscheiden von den »Kelchen« anderer ähnlicher Blüthen, wie z. B. der daneben gezeichneten *Lindenia* mit unterständigem Fruchtknoten. Dennoch ist dies genannte Organ mit *i* als »Involucrum« bezeichnet, d. h. als eine Hochblatthülle ohne eigentlichen Kelchcharakter. Der Grund hierfür liegt darin, dass bei verwandten Gattungen *(Oxybaphus, Bougainvillea, Quamoclidium)* dasselbe kelchartige Organ mehrere Blüthen zu einer Inflorescenz vereinigt trägt und dadurch also deutlich seinen Hochblattcharakter zeigt, zu vergleichen der Hülle um das Cyathium einer *Euphorbia.* Es stellt also gewissermassen die scheinbare vollständige Blüthe eine einblüthige Inflorescenz vor, und die Blüthe selbst besitzt keinen eigenen »Kelch.« Wohl aber können wir daraus verstehen, wie sich Kelche bilden; wie viele jener Blüthen, welche wir jetzt unbedenklich als vollzählig mit Kelch und Corolle versehen betrachten, mögen phylogenetisch so wie *Mirabilis* ihren Kelch aus einblüthigen Involucralcyklen erhalten haben, ohne dass wir es aus Mangel an entsprechenden, zur Aufklärung dienenden verwandten Bildungen nachweisen könnten.

Solche hier gekennzeichneten »Perigonblüthen« mit einem Perianthium vom Ansehen einer monocyklischen, oft sogar gamopetalen Corolle finden sich nur unter den Dikotylen, bei den Monokotylen nicht. Diese Eigenartigkeit der Dikotylen scheint aber wiederum tief im Wesen der typischen Blüthenorganisation begründet zu liegen.

Allgemeine Unterschiede zwischen beiden Entwicklungsreichen lassen sich nun allerdings in der Organisation achlamydeischer Blüthen nicht mehr angeben, ohne in die einzelnen Klassen selbst specieller hineinzugehen; sehr oft liegen die monokotylen Charaktere noch scharf genug auch in diesen Blüthen durch die Stellung und Nervation der Vorblätter (z. B. in der *Palea* der Gräser!) ausgedrückt, die dikotylen dadurch, dass die Inflorescenzen einfachster Art Blüthen ebenso einfacher Art von einer den Gymnospermen sehr ähnlichen Gesammtanordnung tragen (z. B. Amentaceen), aber man muss schon die Einzelfälle selbst genauer untersuchen. — Während die Hauptreiche, die Gymno- und Angiospermen sich durch die innere und äussere Organisation ihrer androgynen Generation wesentlich in beiden Geschlechtern unterschieden, fallen nun diese Unterscheidungen für die beiden obersten Entwicklungsreiche selbst fort, indem es bisher noch nicht gelungen ist, wesentliche Verschiedenheiten darin zwischen

Dikotylen und Monokotylen festzustellen; hinsichtlich der Sexualität erscheinen beide vollständig als Parallelentwicklungen, und es bleibt daher für ganz reducirte Blüthenbildungen, wie sie z. B. *Callitriche* und *Lemna* vorstellen, nur der Embryo selbst als letztes Merkmal übrig, um über die Zugehörigkeit zu den einen oder zu den anderen zu entscheiden.

Aus allem Gesagten aber mag doch, gegentheiligen Ansichten zuwider, hervorgegangen sein, dass die Mono- und Dikotylen wirklich zwei verschiedene Entwicklungsreiche darstellen, welche in ihrer gesammten Organisation den verschiedenen Ursprung verrathen und daher als zwei in Hinsicht auf ihre gesammte Abstammung von Anfang an getrennte Gruppen zu betrachten sind.

Danach hat also A. de Jussieu vor einem Jahrhundert in der Aufstellung seiner phanerogamen Hauptgruppen, wenn man vorerst nach unserem jetzigen Wissen die Gymnospermen ausschliesst, das Richtige getroffen und unsere heutige Systematik knüpft an seine primäre Eintheilung an. Niemals darf natürlich die unausgesetzte Prüfung, ob die Mono- und Dikotylen sich als zwei natürliche Entwicklungsreiche abgrenzen, unterlassen bleiben, sondern bildet auch für die Zukunft stets eine der wichtigsten Aufgaben für die höhere Systematik.

Unentschieden mag einstweilen bleiben, ob jene Reiche nur zeitlich verschieden aus nahe verwandten Gliedern eines unteren Entwicklungsreiches (Gymnospermen?) hervorgegangen sind, oder ob sie beide verschiedene Ausgangsreiche als Stammformen haben: ich selbst halte das erstere für wahrscheinlicher und stütze mich dabei auf die häufig wiederkehrende Neigung zu gegenseitiger repräsentativer Aehnlichkeit, sowie auf die Gleichheit der androgynen Generation selbst.

§ 2. Die Klassen und Ordnungen der Monokotylen.

1. Uebersicht der Eintheilung.

***Series Microblastae.** Embryo indivisus vel in endospermio microblastus. Ausnahme; gewisse Araceen. —

- Divisio A. Petalanthae.
  - Subdivisio a. Epigynae zygomorphae.
    - Cl. I. Gynandrae. [1. Orchidineae; 2. Apostasiaceae.]
    - Cl. II. Scitamineae. [3. Zingiberaceae; Musaceae.]
  - Subdivisio b. Isochlamydeae homotropae.
    - Cl. III. Bromelioideae. [5. Bromeliaceae; 6. Rapateaceae.]
    - Cl. IV. Coronariae. [7. Haemodoraceae; 8. Vellosiaceae; 9. Amaryllidineae; 10. Hypoxidineae; 11. Iridineae; 12. Taccaceae; 13. Burmanniaceae; 14. Pontederiaceae; 15. Gilliesiaceae; 16. Philydraceae; 17. Liliaceae.]
    - Cl. V. Dictyoneurae. [18. Smilacineae; 19. Roxburghiaceae; 20. Dioscoreaceae.]
  - Subdivisio c. Dichlamydeae antitropae.
    - Cl. VI. Enantioblastae. [21. Commelinaceae; 22. Xyridineae; 23. Mayacaceae.]
- Divisio B. Glumiflorae.
  - Cl. VII. Cyperoideae. [24. Eriocaulaceae; 25. Restiaceae; 26. Centrolepidineae; 27. Cyperaceae.]
  - Cl. VIII. Gramina. [28. Agrostidineae.]
  - Cl. IX. Juncoideae. [29. Juncaceae; 30. Flagellariaceae.]

Divisio C. Diclines.

Cl. X. Palmae. [31. Phoenicineae.]

Cl. XI. Spadiciflorae. [32. Cyclanthaceae; 33. Pandanaceae; 34. Typhaceae; 35. Araceae; 36. Lemnaceae.]

** **Series Macroblastae.** Embryo macroblastus endospermio destitutus.

Divisio D als einzige Abtheilung der zweiten Reihe, mit gleicher Bezeichnung.

Cl. XII. Helobiae. [37. Najadineae; 38. Alismaceae; 39. Triuridineae. 40. Hydrocharidineae.]

2. Erklärung der Anordnung. — Die vorstehende Zusammenfassung der Monokotylen zu 40 Ordnungen versucht dieselben trotz der Eintheilung in grosse Divisionen doch so zu stellen, dass, soweit es bei einer Reihenanordnung überhaupt möglich ist, die morphologischen Gleichheiten des Baues und auch wirkliche oder muthmassliche Verwandtschaften die nächsten Plätze neben einander erhalten; so z. B. die Stellung der Palmen zwischen Flagellarien und Cyclanthaceen, die Najadineen im Anschluss an die Lemnaceen und Araceen mit in manchen Gattungen ähnlich gebautem Embryo u. s. w. Zugleich versucht diese Anordnung, die nach den oben (pag. 240—251) ausgesprochenen Principien als höchst organisirte Gruppen auftretenden Ordnungen an die Spitze zu stellen. Dies will allerdings bei den Monokotylen schwerer gelingen als bei den Dikotylen, da es an Divisionen mit deutlich in vielen Beziehungen ausgesprochener niederer Organisation fehlt. Die letzte Division, die *Helobiae*, steigt sogar durch ihren makroblasten Embryo gegen die Klasse 11 der *Spadiciflorae* wieder auf, kann aber nicht gut anders angeschlossen werden; andererseits ist die Klasse 1 der *Gynandrae* durch die niedere Ausbildung des Embryos ausgezeichnet und also in dieser Hinsicht tiefer stehend; doch kann man immerhin diese ihre Eigenschaft als eine biologische Anpassungserscheinung von weniger hohem Alter und mit Rücksicht auf ihre Lebensweise und Verbreitung nützlicher Bedeutung ansehen.

Als morphologisch höchst organisirte Blüthengruppe würde nach den oben gemachten Auseinandersetzungen eine solche zu betrachten sein, welche das durch Zygomorphie auf 1 oder wenige fruchtbare Glieder reducirte Andröceum der *Gynandrae* und *Scitamineae* mit dem durch Reduction nur 1 Samenknospe enthaltenden Fruchtknoten der *Gramina* und *Cyperoideae* verbände, jedoch diese Samenknospe in einem unterständigen Fruchtknoten einschlösse und in ihr einen makroblasten Embryo mit Keimungsschutz wie bei *Palmae* reifen liesse, und welche ferner K3 C3 in starker Verschmelzung zu gleichem Zwecke zu einer zygomorphen Röhre mit *Labellum* vereinigte, wie manche Orchideen andeuten.

Es ist daher nach Benutzung der embryonalen Entwicklungshöhe zur Ausscheidung der *Helobiae*, unter denen ich trotz Bentham und Hooker's in den *Genera plantarum* gemachten gegentheiligen Bemerkungen doch die Hydrocharideen mit den Najadeen etc. zu vereinigen für gut halte[1]), die Hauptmasse der Ordnungen nach der Beschaffenheit des Perianthiums und nach der typischen Vertheilungsweise der Geschlechter in 3 grosse Divisionen zusammengebracht, welche eine längere Erklärung fordern.

Es ist oben (pag. 312) von der für die Monokotylen charakteristischen Eigenschaft die Rede gewesen, dass sie zu gleicher Ausbildungsweise in beiden Cyklen des fast immer trimeren Perianths P3 + 3 hinneigen. Die dadurch erzeugte äussere Gleichförmigkeit des Diagramms der weitaus grössten Zahl von umhüllten monokotylen Blüthen braucht aber im Wesen nicht vorhanden zu sein;

---

[1]) Auch Warming hat in seinem Haandbog i den Systematiske Botanik, Kopenhagen 1884, die Hydrocharideen zu den Helobiae gebracht; ebenso Eichler, Syll.

es sind im Gegentheil unter der früher gemachten Annahme, dass Kelch (K) und Corolle (C) wirklich zwei phylogenetisch verschiedene Ursprungsbildungen sind, für äusserlich diagrammatisch gleich in die Erscheinung tretende Blüthen die drei verschiedenen Fälle möglich: $K3C3$ oder $K3+3$ oder $C3+3$.

Nach bei den Dikotylen gemachten Wahrnehmungen, die sich allerdings nur frageweise auf das andere Entwicklungsreich ausdehnen lassen, würden diese 3 Fälle eine tiefe Verschiedenheit zwischen äusserlich ähnlichen Blüthen bedingen; aber es scheint sehr schwierig zu sein, dieselben in allen Ordnungen zu entscheiden. Der erste und einfachste Fall $K3\,C3$ liegt bei einigen Ordnungen unzweifelhaft vor; als bestes Beispiel dafür mag die auf pag. 246 in Fig. 9 dargestellte *Tradescantia* dienen, bei welcher die drei äusseren grünen Blätter noch besonders durch ihr Stehenbleiben nach der Blüthezeit im Gegensatz zu den am Befruchtungstage selbst schon abwelkenden Petalen als Kelchblätter sich erweisen; denn ein solches Verhalten im Gegensatz zur Corolle scheinen nur ächte Kelche ihrer Hochblattnatur entsprechend zu zeigen, obwohl auch die Corolle eine Reihe interessanter Umbildungen zeigt¹). Es ist desshalb auch die dritte Unterabtheilung unter der ersten Division der *Petalanthae* (d. h. der mit einer wirklichen Corolle versehenen Monokotylen) mit dem Namen *Dichlamydeae* belegt, da sie so deutlich wie keine Ordnung der beiden ersten Unterabtheilungen (*Epigynae* und *Isochlamydeae*) das Diagramm $K3\,C3$ zeigt.

Nach den wenigen Merkmalen, welche man zur Unterscheidung zwischen Kelch und Corolle in Blüthen mit einem »*Perianthium aequale*« $P3+3$ vorliegen hat, stehe ich nicht an, das Perianthium zunächst der Juncaceen als einen bicyklischen ächten Kelch zu bezeichnen, $K3+3$. Ich glaube in dieser Meinung nicht allein zu stehen; denn abgesehen von der besonders in früheren systematischen Werken ausgesprochenen Tendenz, die Juncaceen den Cyperaceen etc. anzuschliessen, bis in neuerer Zeit die Gleichheit des Diagramms mit der Liliaceen-Blüthe umstimmend wirkte, haben BENTHAM und HOOKER²) unter dem Namen *Calycinae* die Juncaceen zusammen mit den Flagellarien und Palmen von den Liliaceen wiederum getrennt. Und ebenso hat WARMING³) in seiner Abtheilung Glumifloren die Juncaceen mit Riet- und ächten Gräsern wiederum vereinigt, gestützt auf die Trockenhäutigkeit (d. h. Hochblattnatur) des Perianthiums bei jenen; denn thatsächlich sind die wirklichen Blüthendeckblätter oft ebenso organisirt wie die der Blüthenhülle. Ich weiss wohl, dass der Annahme einer tiefen Wesenverschiedenheit im Perianthium von Juncaceen und Liliaceen nicht unbeträchtliche Bedenken gegenüberstehen, weil bei einigen Gruppen der zu letzteren zugerechneten Monokotylen die trockenhäutige oder spelzenartige Blüthenhülle auch vorhanden ist, bei verwandten Gattungen aber die fleischige blumenkronartige Beschaffenheit gefunden wird. Daraus aber kann der Rückschluss abgeleitet werden, dass unter bestimmten Einflüssen die corollinische Struktur einer Blüthenhülle ohne Aenderung des morphologischen Werthes derselben zur Kelchnatur übergehen kann. Sollte sich dies letztere bestätigen, so wären die Uebergangsformen von Liliaceen zu Juncaceen nicht scheinbar, sondern phylogenetische Verwandtschaft; der Charakter der trockenhäutigen Blüthenhülle, welche dann

---

¹) Vergl. die sorgfältige Untersuchung von REICHE: Anatom. Veränderungen der Perianthkreise während d. Entwickl. d. Frucht, in PRINGSHEIM's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI, pag. 51 mit Taf. 27 und 28.

²) *Genera plantarum*, Bd. III.

³) Haandbog i den Systematiske Botanik (1884), pag. 175—176.

auch bei Juncaceen und Palmen eine Corolle darstellte, würde dann nur in der allerdings merkwürdigen und von anderen Ordnungsreihen abweichenden Umbildung liegen, könnte aber trotzdem von systematischem Werthe (wenn auch geringerem) bleiben, weil auch diese Eigenschaften mit Zähigkeit festgehalten werden und sich anatomisch wie in der Persistenz dieser Organe äussern. Darum dürfen die für die Durchführung einer versuchten principiellen Scheidung vorhandenen Schwierigkeiten nicht Veranlassung werden, das Princip selbst aufzugeben, sondern es lässt sich immer noch hoffen, dass allmählich mehr Handhaben zur Unterscheidung ächter dicyklischer Kelche und Corollen gewonnen werden.

Die Schwierigkeiten sind z. B. in einer kleinen Abhandlung von CARIO über die systematische Stellung von *Narthecium ossifragum* (Botan. Zeitg. 1879, Sp. 681—688) praktisch gezeigt, ohne dass damals schon auf den hypothetischen Unterschied des ächten Kelches und der ächten Corolle eingegangen wäre; es sind die Gruppen darin genannt, welche einen fast unmittelbaren Anschluss von Liliaceen und Juncaceen zu zeigen scheinen, obgleich nicht behauptet werden kann, dass es wirklich so ist.

Das über das Perianthium der Juncaceen gesagte hat dann auch ziemlich gleiche Gültigkeit für die Flagellarien, Palmen, und die übrigen Perianthbildungen der sonst häufig mit nackten Blüthen versehenen Spadicifloren; es fehlt hier meistens an sicheren Anzeichen einer ächten Corolle, während für Deutung als Kelchbildungen mancherlei spricht. Doch ist darauf aufmerksam zu machen, dass bei den Palmen (besonders in ihren männlichen Blüthen) oft eine hinsichtlich der Grösse sehr starke Verschiedenheit zwischen dem kleinen calycinischen äusseren und dem mächtiger entwickelten corollinischen inneren Perianthcyklus ausgeprägt ist und diese Klasse den Liliaceen weit mehr nähert. Nach diesem Punkte erscheint es mir am wahrscheinlichsten, dass die Corolle thatsächlich in calycinische Textur zurückgehen kann und die Formel K3 + 3 daher mehr empirisch, als phylogenetisch richtig ist. —

Ob nun endlich, unter Deutung der Corolle als phylogenetisch selbständig gewordener Staminalbildungen, auch die Formel C3 + 3 bei den Monokotylen eine reale Berechtigung hat, vermag im Augenblick noch nicht entschieden zu werden. Dem Anschein nach ist es in der »*Isochlamydeae homotropae*« wegen der Gleichartigkeit ihrer Blüthenhülle genannten Untergruppe der Fall, und zwar bei den Coronarien und Dictyoneuren. Die Orchideen und Scitamineen haben zwar fast stets einen Kelch von petaloidem Ansehen, besonders die ersteren, aber sie halten doch immer die Natur beider Cyklen getrennt, und das ist das Wichtigste in dieser schwierigen Entscheidung; ich zweifle nicht, dass bei diesen Klassen die Formel K3C3 dem Sachverhalt entspricht.

Eine vorläufige Untersuchung, in diesem Gesichtspunkt angestellt an *Thalia sanguinea (Marantacee)*, ergab hinsichtlich der Anatomie der Epidermis ein mit dieser Voraussetzung übereinstimmendes Resultat. Die petaloid gewordenen Staminen nämlich und der aus drei zarten Petalen bestehende innere Perianth-Cyklus zeigen in der feinen Wellung der Epidermiszellen, im Mangel an Spaltöffnungen und in der der leiterförmigen Anastomosen entbehrenden Nervation eine weitgehende Analogie, während umgekehrt der aus drei, viel robuster gebauten Sepalen bestehende äussere Cyklus trotz seiner rosarothen Färbung hinsichtlich der grösseren und anders geformten Epidermiszellen mit zahlreich auf der Unterseite eingestreuten Spaltöffnungen und den leiterförmig anastomosirenden Nerven mit den Blüthendeckblättern gleichgebaut war; von den zarten, ebenfalls röthlich gefärbten Bracteen der Einzelblüthen bis zu den starken Hochblättern der Inflorescenzzweige und endlich den Laubblättern selbst liess sich hier die Uebergangsweise sehr leicht zeigen. — Eine ausführliche Untersuchung dieser Epidermisbildungen in den fraglichen Abtheilungen monokotyler Blüthen steht noch aus, und sie wird auch leider nicht sehr viel sichere Punkte für die

Argumentation liefern; die allgemeinen Untersuchungen der Blüthenepidermis in neuerer Zeit (z. B. HILLER's Unters. über d. Epid. d. Blüthenbl.; Diss. Berlin 1885) enthalten nichts darüber.

Ebenso wird die Formel K3C3 dem Sachverhalt bei der dritten Klasse, den Bromelioideen, entsprechen, welche in Hinsicht auf ihre Kelchbildung sehr eng mit den Scitamineen zu vergleichen ist. Nicht unwichtig erscheint dabei das Verhalten der Staminalinsertion in der Corollenröhre: von 26 Gattungen der Bromeliaceen haben etwa 10 in der Mehrzahl ihrer Arten 6 *stamina libera*, die übrigen dagegen epipetale Insertion des Andröceums. Dabei sind nun häufig die 3 antipetalen Staminen allein der Kronröhre angewachsen, die 3 antisepalen dagegen frei; sind aber alle 6 Staminen der Kronröhre eingefügt, so stehen sie alle sechs auch nur in dem von C3 gebildeten dreispaltigen Corollentubus, während der Kelch kein Rohr zur Aufnahme der ihm gegenüberstehenden Staminen bilden kann; er könnte dies auch nur, wenn er mit C3 in einen gemeinsamen Tubus verwüchse und dann die antisepalen Staminen auf der Mitte seiner Sepalen inserirt trüge, welche nun aber an den Nähten der Corolle angewachsen sind. Dasselbe ist bei den Rapateaceen der Fall, welche ich wegen der Gleichheit ihrer Blüthenbildung zu den Bromelioideen setze: auch hier[1]) ist das ganze aus 6 Gliedern bestehende Andröceum in der dreispaltigen Corolle inserirt, der dreigliederige Kelch dagegen frei. Hierin glaube ich ein Aufrechthalten des ursprünglich tiefer gehenden Unterschiedes zwischen den beiden Cyklen einer ächten Corolle und eines ächten Kelches zu erkennen.

Dagegen finden wir bei vielen Amaryllideen, Irideen, Liliaceen, Smilaceen und den anderen Ordnungen jener 4. und 5. Klasse die grösste Gleichartigkeit der »Kelch- und Corollenbildung« darin ausgedrückt, dass abgesehen von der gleichen äusseren Erscheinung und anatomischen Textur beide in eine gemeinsame, daher sechsspaltige oder nur sechszähnige Blüthenhülle verwachsen und das Andröceum, falls es überhaupt in dieser inserirt ist, gemeinsam inserirt enthalten; das Maiglöckchen liefert das bekannteste Beispiel dieser gemeinsamen aus zwei trimeren Cyklen durch Verwachsung entstandenen Hülle, und Fig. 18 (pag. 312) zeigt es an einem oft besprochenen sehr lehrreichen Beispiel, weil bei diesem ganz genau ebenso das aus A3 + 3 bestehende, also ebenfalls dicyklische Andröceum nach seiner Insertion im Perianthtubus noch ebenfalls unter sich zu einer sechsstrahligen Staminalröhre verwachsen ist.

Es ist schwierig zu entscheiden, ob wir auch für diese Fälle — deren Natur wir dann auf die ganzen Ordnungen und Klassen zu verallgemeinern gezwungen sind — das Perianthium noch als aus K3 + C3 bestehend gelten lassen oder es als eine reine trimer-dicyklische Corollenbildung C3 + 3 ansehen müssen. Es ist möglich, dass mir bei der Vergleichsübersicht der Dikotylen dieser oder jene Ausnahmefall entgeht; aber es ist mir in diesem Entwicklungsreich nicht ein einziger Fall bekannt, wo ein ächter Kelch mit einer ächten Corolle zu einem gemeinsamen Blumenrohr verschmilzt, in dem der Kelch für die Insertion des Andröceums dieselbe Rolle spielt wie die Corolle. Aber was im einen Entwicklungsreich nicht stattfindet, kann in dem anderen geschehen, und da wir nun einmal hier einer seltenen Ausbildung des Perianthiums begegnen, ist mit Rücksicht auf die verwandten Ordnungen, in welchen der Kelch seine Selbständigkeit bewahrt hat, doch die Erklärung ungezwungener, dass hier (bei vielen Coronarien und Dictyoneuren) die ursprüngliche Verschiedenheit zweier heterogener Cyklen auf ein Minimum herabgesunken sei und zuweilen in fast absolute Gleichheit sich verwandelt hat. In diesem Sinne lasse ich auch für die genannten Verwandtschaftskreise die Formel K3C3 als hypothetische Erklärung gelten, und somit halte ich sie in der ganzen Division A: *Petalanthae*, für rationell, während ich in der Division B: *Glumiflorae*, die Corollenbildung für unterdrückt betrachte. — Die Untergruppen der *Petalanthae* sind leicht verständlich: ein kleiner Theil der zugehörigen Ordnungen, die Klasse VI, *Enantioblastae*, zeichnet sich durch orthotrope Samenknospen aus, in Folge dessen der Embryo natürlich antitrop an der Spitze des Samens liegt; die ersten 5 Klassen haben dagegen anatrope Samenknospen, also eine dem aufsteigenden Funiculus und Raphe ungefähr gleichlaufende Embryorichtung im Samen. Aus ihnen scheide ich die ersten beiden Klassen mit gleichzeitig unverändert beibehaltenem *Germen inferum* und *Flores zygomorphi* aus und stelle sie an die Spitze; den Anschluss an sie bilden in den folgenden Klassen die noch häufig mit Unterständigkeit des Fruchtknotens und einer Neigung zur zygomorphen Ausbildung im Perianthium versehenen Bromeliaceen.

---

[1]) Nach den Abbildungen SCHOMBURGK's in der Abhandlung über *Rapatea Friederici Augusti* Taf. I, 1845.

Bei den *Glumiflorae* fehlt also die ächte Corollenbildung und ist entweder durch Kelchbildungen ausschliesslich, oder nur durch Bractealbildungen wie bei den Gräsern ersetzt. Sie beginnen im Anschluss an die Klasse der Enantioblasten mit solchen Ordnungen, welche wie diese ebenfalls antitrope Embryonen im Samen haben, deren Bau aber ganz allmählich zu den Cyperaceen überleitet. Das Germen ist immer oberständig.

In den ersten beiden Divisionen sind nur einzelne Ordnungen hinsichtlich der Geschlechtervertheilung diklin; dieser Charakter beherrscht die dritte Division: *Diclines*, obgleich auch in ihr monokline Blüthen vorkommen. Im Perianthium steht dieselbe gleich mit der zweiten, nämlich Bracteen oder deren Ausbildung zu hochentwickelten Kelchen, vielleicht aber auch mit der ersten Division. Die Samenknospen sind von der orthotropen bis zur anatropen Richtung höchst verschiedenartig gebildet, und was bei den vorigen Abtheilungen ein hervorragender Ordnungscharakter war, ist hier durch ganz andere Eigenthümlichkeiten ersetzt. Auch hier ist das Germen immer oberständig.

Die letzte Division *(Macroblastae)* enthält im bunteren Wechsel sowohl Ordnungen mit ober- als mit unterständigem Germen, mit oligomeren und polymeren Ovarien, mit Kelch und Corolle oder nur Kelch oder mit nackten Blüthen. Es ist eine Division, deren Natürlichkeit schwer zu begreifen ist, wenn man sie nicht in dem Uebergang der Charaktere von einer Ordnung zur anderen erfasst, und bei der daher als zusammenfassende Eigenschaft nur der alsbald noch eingehender zu besprechende Bau des Embryos gelten kann.

Ueberblick über die Literatur zur Classificirung der Monokotylen. — Seitdem JUSSIEU selbst seine Abtheilung der Monokotylen nach der Hypo-, Peri- und Epigynität in grössere Gruppen brachte, haben sich diese allmählich ziemlich gleichmässig bei sehr verschiedenen Autoren geordnet; das Princip JUSSIEU's wurde auf seinen wahren Werth herabgesetz und seit den ersten Decennien dieses Jahrhunderts durch Hinzunahme des Embryos zur Gruppenbildung verbessert; gewisse Ordnungsverbindungen, wie z. B. Graminen und Cyperaceen, Palmen mit Pandaneen und Araceen etc., endlich die der lilienartigen Gewächse in Klasse IV und V, sind fast überall gleichmässig zu finden und es schwankt mehr die allgemeine Anordnung und der Versuch, diese fest stehenden Hauptgruppen unter einander zu verbinden und die einzelnen Ordnungen von weniger ausgesprochenem Charakter an sie anzuschliessen. Eine kurze Zusammenfassung der wichtigeren Anordnungen siehe im Journal of Botany, März 1877, pag. 72.

Die Neuzeit brachte mehrere besondere Discussionen über die Gruppenbildungen bei den Monokotylen. So besonders eine Abhandlung von BENTHAM über diesen Gegenstand (On the distribution of the Monocotyledoneous orders into primary groups; Journ. Linn. Soc. vom 2. Nov. 1876, London 1877), in der als erste Gruppe die der *Epigynae* in vollem Umfange: *Hydrocharideae, Scitamineae, Orchideae, Burmanniaceae, Irideae, Amaryllideae, Taccaceae, Dioscorideae* und *Bromeliaceae*, aufgestellt wird; darauf folgen die *Coronariae* im ausgedehnten Sinne ENDLICHER's: *Roxburghiaceae, Liliaceae* und Verw., *Philydreae, Xyrideae, Commelinaceae* und auch *Juncaceae, Palmae.* Hierdurch werden die Hydrocharideen von den eng damit verwandten Alismaceen und Najadeen getrennt, welche beide im Anschluss an die Lemnaceen zur dritten Division: *Nudiflorae (Pandaneae, Aroideae, Typhaceae* etc.) gebracht sind, obgleich das Perianthium der Alismaceen doch dem der Hydrocharideen entsprechend vorhanden ist. Die vierte Division: *Glumales*, mit den *Eriocauloneae, Centrolepideae, Restiaceae, Cyperaceae* und *Gramineae* hat dadurch den, wie es scheint, guten Anschluss an die Juncaceen und Xyrideen verloren. Um dieser Hauptgründe willen, zu denen noch eine Reihe anderer kommt wie z. B. die nicht ganz ausdrucksvolle Stellung der Palmen, habe ich mich dieser, in veränderter Form auch in die *Genera plantarum* von BENTHAM und HOOKER aufgenommenen Eintheilung nicht anschliessen können. In einigen Punkten scheint mir die Umänderung, welche BOULGER in der erwähnten Revision des Journal of Botany (Bd. VI, pag. 74, 1877) gemacht hat, natürlicher zu sein; er hat wenigstens in den *Helobiae* ebenfalls die Hydrocharideen mit den Najaden etc. vereinigt, aber auch die Liliaceen-artigen Ordnungen mit unterständigem Fruchtknoten von den oberständigen als durch einen Charakter ersten Ranges getrennt gehalten.

Die systematische Eintheilung der Monokotylen von CARUEL (Pensées sur la taxonomie botanique, in ENGLER's botan. Jahrbüchern f. Systematik etc. Bd. IV, pag. 589 und Bd. V, pag. 34) ist, wenngleich auf ganz anderen Principien als die meinige aufgebaut, dieser dennoch in vielen Stücken ähnlich. Die primären Gruppen: 1. *Lirianthae*, 2. *Hydranthae*, 3. *Centranthae* decken sich thatsächlich ad 1 mit meiner Reihe der *Microblastae*, ad 2 und 3 mit den Macroblastae; dass letztere in die beiden selbständigen Gruppen *Hydranthae* und *Centranthae* geschieden sind, ist nur dem eigenthümlichen Bau der Najadeen zu Folge geschehen und erscheint übertrieben; will man die *Macroblastae* trennen, so erscheint es richtiger (wie auch BOULGER gethan hat), die Trennung nach ober- und unterständigem Fruchtknoten in Alismaceen-Najaden und Verwandte, bezüglich in Hydrocharideen vorzunehmen. CARUEL's »*Lirianthae*« umfassen nun also alle übrigen Ordnungen von den Orchideen bis Gräsern herab; sie beginnen unter *Labelliflorae* mit den Gynandreen und Scitamineen wie in der hier gegebenen Eintheilung, aber CARUEL lässt im Anschlusse an diese Ordnungen mit unterständigem Fruchtknoten eine Reihe anderer oberständiger mit zygomorpher Corolle folgen (Philydraceen, Pontederiaceen, Commelinaceen), was nicht zweckmässig erscheint zumal für die so oft aktinomorphen Commelinaceen. Die zahlreichen dann folgenden typisch aktinomorph gebauten Ordnungen umschliessen unter den *Liliiflorae* die Bromelioideen, Coronarien, Dictyoneuren, Enantioblasten mit Ausschluss der Commelinaceen, die Eriocaulaceen, Restiaceen, Juncoideen und Palmen der von mir gegebenen Anordnung, unter den *Spadiciflorae* dieselben Ordnungen wie bei mir, unter den *Glumiflorae* die Centrolepideen, Gräser und Cyperaceen. Die Anordnung von MAOUT und DECAISNE im »Traité« etc. stimmt mit der meinigen fast völlig überein.

Es geht daraus hervor, dass abgesehen von den unvermeidlichen Meinungsverschiedenheiten über die Zweckmässigkeit irgend einer Reihenanordnung doch auch die Ansichten über den Werth des einen oder anderen morphologischen Charakters zur Bildung der Hauptgruppen noch nicht einmal bei den Monokotylen geklärt sind. Es ist aber zu hoffen, dass darüber in Zukunft mehr vergleichende Einzeluntersuchungen gemacht werden, um diese vornehmste Aufgabe der natürlichen Systematik der Lösung näher zu führen.

3. Die hauptsächlichsten Blüthen- und Frucht-Charaktere der Klassen und Ordnungen in den Monokotyledonen.

Erste Reihe: Microblastae.

Schon Jussieu selbst spricht in seinen *Genera plantarum* die Erwartung aus, dass aus der Keimungsweise und den Entwicklungszuständen des Embryos im Samen selbst beständige und leicht fixirbare Charaktere ersten Ranges zur Abtheilung der Ordnungen sich ergeben möchten. Gerade bei der sonstigen vielfältigen Gleichmässigkeit im Aufbau der Blüthe tritt bei den Monokotylen das Bedürfniss in höherem Grade auf; und was die Praxis wünscht, fordert die wissenschaftliche Systematik schon für sich allein. So sind seit langer Zeit die Samen der Monokotylen und ihre Keimungsweise ausführlicher untersucht und systematisch verwerthet, als Eintheilungsmerkmal ersten Ranges besonders von Brongniart.[1]) Es hat sich auch dabei ergeben, dass geringere Verschiedenheiten im Samenbau oft nicht mit der Verwandtschaft in den übrigen Organen zusammenfallen. So macht Duvernoy[2]) darauf aufmerksam, dass die einander im Blüthenbau so ähnlichen *Leucojum vernum* und *aestivum* ziemlich verschiedene Samenbildungen zeigen, während andererseits die als Gattungen getrennt gehaltenen *Leucojum vernum* und *Galanthus nivalis* in Frucht und Samen vollkommen miteinander übereinstimmen; ferner schliesst sich die Amaryllidee *Alstroemeria* durch die Art ihrer Keimung den Smilaceen an.

Inwieweit aber bei den Monokotylen, von einzelnen Ausnahmen abgesehen, eine ganze Reihe von Ordnungen sich auch stets durch einen bestimmten Typus ihrer Keimungsformen kennzeichnet, geht wiederum aus den vergleichenden Studien von Klebs[3]) hervor, auf welche auch zugleich in Hinsicht der von den Dikotylen gebotenen Unterschiede verwiesen werden mag.

Die erste Reihe der Monokotylen, 36 von allen Ordnungen umfassend, zeichnet sich durch fast regelmässig sehr mächtige Endospermentwicklung aus, während der Embryo selbst klein, oft winzig im Vergleich zum Endospermgewebe, bleibt. In der Hauptmasse der Fälle entwickelt er sich aus anatropen Samenknospen und ragt vom unteren Ende des Samens mitten in das mit Protein oder Stärkemehl erfüllte Endospermgewebe hinein, oft nur bis zum unteren Drittel, seltener über die Mitte hinaus; die Art der Reservestoffe ist ebenfalls von hoher systematischer Bedeutung: die Gräser und Verwandte haben nur Stärkemehl, die Liliaceen z. B. als Regel Protein, und bei der praktischen Schwierigkeit für die Trennung der Juncaceen und Liliaceen hat man daher auch nicht selten das *endospermium farinosum*, bezüglich *albuminosum*, als letztes Kriterium angenommen. Bei einigen Ordnungen, in erster Linie bei den Gräsern, liegt der Embryo nicht im, sondern seitlich am Endosperm in einer zur Samenachse schiefen Lage. In den an die makroblasten Samen am nächsten herankommenden Samen, wie z. B. bei *Typha* und manchen Araceen, geht der Embryo vom Mikropylenende bis zur *Chalaza* des Samens gross und stark mitten durch das Endosperm hindurch, und von diesem Bau bis zu dem der zweiten Reihe, wo der Embryo schon im Samen sein Nahrungsgewebe aufgezehrt und sich an dessen Stelle gesetzt hat, ist nur ein weiterer Schritt, sodass die Ordnungen der zweiten Reihe am besten an die Spadicifloren angeschlossen werden, zumal einige von ihnen, die Lemnaceen und eine kleinere Zahl echter Araceen, überhaupt schon zu den endospermlosen Monokotylen gehören; die Lemnaceen wurden daher auch schon von BRONGNIART (a. a. O. pag. 16) mit den Najadeen unter die *Helobiae* (oder *Fluviales)* gesetzt uud von den Spadicifloren abgerückt. — In einer geringeren Zahl von Ordnungen der ersten Reihe entwickeln sich Embryo und Endosperm aus orthotropen Samenknospen, sodass die Radicula dem Hilum des Samens gegenüber liegen muss; hier kommen oft merkwürdige Samenformen vor, wie z. B. bei den Commelinaceen, wo der Embryo unter einer als Keimungsdeckel auftretenden »Papilla« mitten in der Oberfläche der einer flachen Scheibe gleichenden Samen eingesenkt liegt.

---

[1]) Énumeration des genres de plantes. Paris 1843.

[2]) Untersuchungen über Keimung, Bau und Wachsthum der Monokotyledonen; Stuttgart 1834, pag. 10.

[3]) Beiträge zur Morphologie u. Biologie der Keimung; Untersuchungen aus dem botan. Institut in Tübingen, Bd. I (1885); Monokotylen; pag. 564 - 578.

Diejenigen Monokotylen, welche einen nur aus wenigen Zellen bestehenden Nucleus mit auf sehr niedriger Stufe differenzirtem Embryo haben, schliessen sich aus Gründen ihrer sonstigen Organisation fast alle dieser ersten Reihe an, nämlich die Orchideen, Apostasiaceen, auch Burmanniaceen[1]), und diese Stellung erscheint ja auch natürlich. Doch lassen sich die Triurideen mit einem wahrscheinlich ähnlichen Samenbau trotzdem nicht in die erste Reihe bringen, sondern nur frageweis den Alismaceen anhängen, so dass auch die zweite Reihe als Ausnahme den *Embryo indivisus* enthält.

Divisio A. Petalanthae.

Perianth dicyklisch: K3 C3, aktinomorph oder zygomorph, ausnahmsweise wie in den übrigen Blüthencyklen 2- oder 4-mer. In der geringeren Zahl der Fälle zeigen sich die beiden Cyklen des Perianths in Structur und Persistenz stark verschieden (Commelinaceen); in den meisten Blüthen treten beide als wenig verschiedene corollinische Phyllome auf, oder besitzen beide grüne Färbung verbunden mit der zarten Struktur von Petalen. Entweder K3C3 sämmtlich frei, oder K3 unter sich verwachsen und C3 vom Kelch umschlossen und selbst verwachsen, oder K3 und C3 zu einem sechsgliedrigen gemeinsamen Perianth verwachsen. — Andröceum der Anlage nach dicyklisch A3+3 (bei Dimerie oder Tetramerie des Perianths sich an dessen Numerus anschliessend) und daher meist sechsgliedrig, wenn nicht durch Blüthenzygomorphismus Glieder ausgefallen sind; die beiden Cyklen in den verschiedensten Insertionsverhältnissen, unter sich getrennt oder selten verwachsen.

Gynäceum aus 3 synkarpen Ovarien mit einer meistens grossen Zahl anatroper oder orthotroper Samenknospen an parietaler oder centraler Placentation mit Dissepimenten. — Mit Ausnahme einer Ordnung (20) sind die Blüthen monoklin.

---

[1]) Ueber den Embryobau vergleiche JOHOW in PRINGSHEIM's Jahrbüchern f. wiss. Botanik, Bd. XVI, pag. 438, Taf. 18.

Diese Division zerfällt in drei leicht unterscheidbare, und, wie es scheint, ziemlich natürlich zusammenhängende Untertheile, für welche folgende Principien gelten:

a) Subdivisio *Petalanthae epigynae zygomorphae.*

Perianthium mit dem Andröceum epigyn. Die Cyklen des Kelches und der Corolle stets von einander getrennt, in Struktur und Färbung stark oder wenigstens deutlich von einander abweichend; die Corolle durch Zygomorphie in ihren Gliedern stark verschieden, das unpaare (von der Achse abgewendete oder ihr zugewendete) Petalum durch Grösse, Form und Farbe abweichend. Das in der Anlage sechsgliedrige Andröceum lässt durch den Blüthenzygomorphismus 1 bis 5 seiner Glieder abortiren; die abortirenden Glieder werden petaloid oder verwachsen mit dem Stylus zu einer Säule. Das trimere Gynäceum bildet ein, das Perianth und Andröceum scharf abgesetzt tragendes unterständiges Germen, in dem anatrope Samenknospen meist in grosser Zahl parietal oder central placentirt stehen.

Hierher die Klassen I und II.

b) Subdivisio *Petalanthae isochlamydeae homotropae.*

Die Cyklen des Kelches und der Corolle von einander getrennt oder in ein gemeinsames Perianth verwachsen, in Struktur und Färbung deutlich (Klasse III) oder wenig (Kl. IV und V) von einander abweichend, beide fast stets aktinomorph oder nur selten schwach zygomorph. Das sechsgliedrige Andröceum auch in den schwach zygomorphen Blüthen in allen Gliedern fruchtbar; in einigen Ordnungen abortirt als Regel oder Ausnahme einer der beiden Cyklen, und das Andröceum besteht dann nur aus 3 freien, fruchtbaren Gliedern; Insertion des Andröceums hypogyn, perigyn, epigyn; oder in der Röhre der verwachsenen Corolle epipetal oder in der Röhre des sechsgliedrig verwachsenen Perianths epitepal! Das trimer-synkarpe Gynäceum ein unterständiges Germen bildend (Ordnung 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 20), oder frei im Innern des Perinth, fast stets dreifächerig (einfächerig bei Ordnung 12, 13, 16); in jedem Fache; viele (seltener 1—2) anatrope Samenknospen.

Hierher die Klassen III, IV und V.

c) Subdivisio *Petalanthae dichlamydeae antitropae.*

Die Cyklen des Kelches und der Corolle scharf von einander getrennt der grüne Kelch chorisepal, die zarte Corolle chori- oder sympetal, beide aktinomorph oder zygomorph. Das Andröceum monocyklisch oder dicyklisch, in den zygomorphen Blüthen mit einzelnen auf Staminodien reducirten Gliedern Insertion hypogyn oder seltener epipetal. Das trimer-syncarpe Gynäceum frei im Innern des Perianths, 1—3fächerig; in den Fächern je eine oder wenige, seltener viele orthotrope Samenknospen.

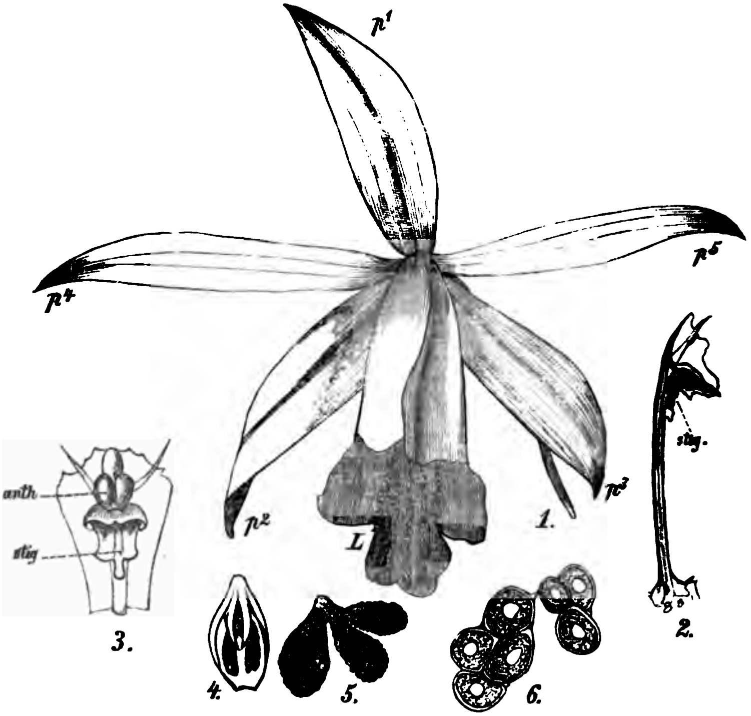
Hierher die Klasse VI.

Von den 22 die ganze Division *Petalanthae* bildenden Ordnungen gehören also sämmtliche mit orthotropen Samenknospen und antitropen Embryonen versehenen Pflanzen zur Subdivision c, welche ausserdem nur oberständige Fruchtknoten aufweist. In den Subdivisionen a und b sind die Samenknospen anatrop und die Embryonen homotrop; die Fruchtknoten sind in a immer unterständig, in b theilweise unter- und theilweise oberständig. Es muss daher die stark ausgeprägte Zygomorphie besonders des Andröceums hinzukommen, um die Subdivision a von der zweiten abzuscheiden. Die normale Kelchnatur ist am stärksten in der dritten ausgeprägt.

Die Klassen und Ordnungen der *Petalanthae*.

Klasse I: **Gynandrae.** K3C3 mit starker Zygomorphie, beide corollinisch, epigyn. Andröceum aus nur 1 oder 2 (ausnahmsweise 3) fruchtbaren Gliedern, die übrigen abortirt und mit dem aus dem unterständigen Germen austretenden Stylus zu einer Befruchtungssäule, dem Gynostemium verwachsen; Pollen durch elastische Fäden unter sich zusammenhängend oder zu wachsartigen Massen vorschmolzen, für alleinige Uebertragung durch Insecten organisirt! Das unterständige, aus G(3) gebildete Germen einfächerig oder dreifächerig mit zahlreichen anatropen Samenknospen, aus welchen zahlreiche, winzige Samen heranwachsen mit wenigzelligem Nucleus ohne ausgebildete Gliederung des Embryo in Achse und Kotyledon (›*Embryo indivisus*‹) in einer lockeren und netzförmig gerippten Testa. — Kräuter mit scheidigen Blättern.

Nur zwei Ordnungen von Stauden, eine sehr zahlreich und die andere fast monotypisch:



(B. 520.) Fig. 22.

Coelogyne Lagenaria, Blüthe mit Analyse; 1 Blüthe von vorn, p^1—p^3 die Sepalen, p^4—p^5 die paarigen Petalen, L das unpaare Petalum (Labellum) die Sexualorgane einschliessend; 2 das Gynostemium, stig das Stigma; 3 oberes Ende desselben, anth die Anthere; vergrössert und mit herausgenommenen Pollenmassen 4—6.

1. Orchidineae. Von den drei Petalen ist das unpaare (ursprünglich nach hinten gerichtet, aber fast immer durch eine halbe Drehung oder Inversion median über die Bractee nach vorn fallend) in Grösse, Form und Zeichnung von den beiden seitlichen auffallend verschieden und wird als Labellum bezeichnet. Gynostemium den ganzen Stylus bis zum Stigma in sich schliessend, oben die fruchtbaren Antheren tragend. Das lange unterständige Germen einfächerig mit 3 parietalen, weit nach innen vorspringenden Doppelplacenten. (Siehe Fig. 22.)

2. Apostasiaceae. Das unpaare Petalum nicht zum Labellum umgebildet. Gynostemium kurz, eine über dem Fruchtknoten aufsteigende Säule bildend, von welcher alsbald die 2 oder 3 fruchtbaren Antheren abzweigen und den grössten Theil des Stylus frei zwischen sich durchlassen. Das unterständige Germen dreifächerig mit centraler Placentation.

Diese kleine, aus nur 2 Gattungen bestehende Ordnung scheint demselben Stamme wie die zahlreichen Orchideen selbst anzugehören und die auffallende Blüthenbildung der letzteren zu erklären, indem sie ihrerseits Verbindung zu den mit aktinomorphen Blüthen versehenen Hypoxideen zeigt. Es würden danach die Orchideen aus diesem Verwandtschaftskreise entprossen und durch die weitgehendste Zygomorphie der Blüthe in ihren Charakteren umgewandelte Abkömmlinge sein. — Die mit *Cypripedium* am nächsten zusammenhängende Orchideen-Gattung *Selenipedium* besitzt ebenfalls ein kurzes Gynostemium und einen dreifächerigen Fruchtknoten, stellt also ein Mittelding dar, auf welche hin man berechtigt ist, Orchideen und Apostasieen nur im Verhältniss von Unterordnungen zu rangiren.

Klasse II: **Scitamineae.** K3 aus schmalen, grünlich oder corollinisch gefärbten und von der Corolle abweichend gebauten, schwach zygomorphen Sepalen; C3 häufig innerhalb der Sepalen verwachsen, bunt gefärbt und von zarter Struktur, den Kelch oft weit überragend, schwach oder stark zygomorph; (ausnahmsweise K3G3 ein gleichartiges sechsblättriges Perianth darstellend.) Andröceum durch Abortus von 1—5 Gliedern aus nur 5—1 fruchtbaren Gliedern in durch Blüthenzygomorphie oft verschobenen Stellungen, die abortirten Glieder meistens in petaloide Staminodien (von der Corolle sehr ähnlicher Struktur) umgewandelt; Pollenkörner frei. Das unterständige Germen aus G(3) 1—3fächerig; Samenknospen anatrop, an den Placenten je 1—∞; Stylus nur an der Basis an das Andröceum angewachsen oder in seiner ganzen Länge frei zwischen den Staminen. Im Samen schliesst ein mehliges Endosperm den geraden oder gekrümmten, axilen Embryo ein. — Kräuter mit langscheidigen Blattstielen. Blätter fiedernervig ohne Randnerv.

Die hierher gehörigen Gattungen hängen alle unter sich durch vielerlei Beziehungen zusammen und sind unzweifelhaft Glieder einheitlichen Ursprungs. Diese nahe Verwandtschaft bewirkt Schwierigkeiten in der Unterscheidung der einzelnen Zweige dieses Stammes; während man früher meistens 3 Ordnungen (Zingiberaceen, Cannaceen oder Marantaceen, Musaceen) unterschied, hat man entweder in neuerer Zeit die Cannaceen von den Marantaceen auch als selbständige Ordnung abgeschieden, oder hat alle diese Theile als zu einer einzigen natürlichen Ordnung gehörig betrachtet. Mir scheinen die drei erstgenannten unter sich viel inniger zusammenzuhängen als die Musaceen mit diesen, und ich schlage daher eine Gliederung in zwei Ordnungen vor:

3. Zingiberaceae. (*Zingiberaceae*, *Cannaceae* und *Marantaceae* der Autoren.) Nur 1 fruchtbares Stamen; die übrigen theils völlig abortirt, theils in petaloide Staminodien umgewandelt und unter sich nach Art zygomorpher Corollen orientirt.

4. Musaceae. Von dem Andröceum A3 + 3 ist nur das (der Achse zugewendete) hintere Glied abortirt; (dasselbe ist bald dem äusseren, bald dem inneren Cyklus angehörig, daher antisepal oder antipetal;) die 5 fruchtbaren Glieder unter sich frei.

Klasse III: **Bromelioideae.** K3C3 aktinomorph oder durch einseitige Krümmung zu schwacher Zygomorphie hinneigend, beide Cyklen scharf von einander geschieden; die Sepalen frei oder zu einem kurzen Tubus verwachsen, grün oder bunt gefärbt von fester Textur; die Petalen von etwa doppelter Länge und an der Basis zu kurzem oder langem Rohr verwachsen, corollinisch.

A3 + 3 in epipetaler, epigyner oder perigyner (nie eigentlich hypogyner) Insertion. G(3) zu einem dreifächerigen Germen verwachsen, welches fast immer der Basis des Perianths angewachsen ist und daher ganz unterständig, halb unterständig, oder oberständig mit breiter Basis dem fleischigen Blüthenstiel zwischen der Perianthbasis aufsitzend auftritt; Samenknospen anatrop, in den Fächern 1—∞. Im Samen liegt der kleine Embryo nahe am Rande in einer Höhlung, umgeben von mehligem Endosperm. — Blätter parallelnervig mit Anastomosen nach dem streifigen Typus, in Rosetten.

5. Bromeliaceae. Blüthen in den Achseln einfacher Bracteen. Antheren mit Längsspalten sich öffnend. Germen ganz-, halb-unterständig, oder oberständig; 3 Stigmen auf dem langen Stylus. Samenknospen sehr zahlreich in den Fächern (selten wenige).

6. Rapateaceae. Blüthen von einer mehrblättrigen Hülle (Bracteal-Cyklen) umgeben. Antheren mit Poren aufspringend. Germen oberständig; Stigma ungetheilt; Samenknospen 1 bis etwa 8 in den Fächern.

Diese kleine Ordnung ist von den Autoren verschieden gestellt; da die Hauptgattung *Rapatea* nach der Vegetationsweise zuerst als den Juncaceen verwandt betrachtet wurde, hat sich auch diese Meinung noch gegenwärtig vielfach erhalten. SCHOMBURGK hält sie für Verwandte der Juncaceen, Commelinaceen und Bromeliaceen. Ich gebe der letzteren Verwandtschaft unbedingten Ausdruck, da die Corolle mit den ihr eingefügten 6 Staminen zu langem Rohr verwachsen nur in dieser Divisionsabtheilung vorkommt.

Klasse IV: **Coronariae.** K3C3 aktinomorph oder seltener zygomorph (Ordnung 14, 15, 16; Ausnahmen der anderen), entweder alle 6 Phyllome frei oder unter einander zu einem gemeinsamen sechsgliedrigen Tubus verwachsen, beide Cyklen in Stellung, Insertion, Textur, Färbung, Verwachsung und in in ihrem Verhalten zum Andröceum nur wenig geschieden oder von fast völliger Gleichheit. Andröceum meistens dicyklisch, seltener monocyklisch durch Abort des zweiten Cyklus, dem sechsblättrigen Perianthium inserirt oder epigyn, perigyn, hypogyn. Germen aus G(3) unter- bis oberständig, dreifächerig oder mit parietaler Placentation, mit 1—∞ anatropen Samenknospen in jedem Fach. Im Samen liegt der Embryo gerade oder etwas gekrümmt in der Mitte des starken, eiweisshaltigen Endosperms, die Radicula am oder neben dem Hilum. — Blätter parallelnervig mit Anastomosen nach dem streifigen Typus, in spiraligen Rosetten oder in lockerer Alternanz, mit breiten Scheiden den Stengel umfassend (oder ausnahmsweise mit schmalem, scharf abgesetzten Stengelknoten: einige *Liliaceae*).

Die Klasse der *Coronariae* ist in ENDLICHER's System in anderer Fassung unter demselben Namen vorhanden, wo sie die Juncaceen, Philydraceen, Pontederiaceen, Liliaceen und Smilaceen mit einander vereinigt; die Dioscoreaceen und Taccaceen sind dagegen zu einer besonderen Klasse (*Artorhizae*) erhoben, und die Ordnungen mit Lilienblüthen aber unterständigem Fruchtknoten: Haemodoraceen, Vellosieen, Amaryllideen, Hypoxideen und Irideen, sind zusammen mit den Bromeliaceen als »*Ensatae*« in eine neue Klasse gebracht; ähnlich haben BENTHAM und HOOKER die Ordnungen disponirt. Ich halte dafür, dass in diesem Falle dem unter- resp. oberständigen Fruchtknoten ein zu grosses Gewicht beigelegt ist und habe daher die Vereinigung darnach nicht angenommen; auch lässt sie sich wegen des Schwankens in einigen Ordnungen nach der Germeninsertion gar nicht durchführen. Aus oben (pag. 310) ausführlicher besprochenen Rücksichten habe ich die Dioscoreaceen mit den Smilacineen und den eng damit durch *Paris* zusammenhängenden Roxburghiaceen vereinigt, wenn hier auch nur aus der Stengel- und Blattmorphologie entlehnte Charaktere maassgebend sind, und ihnen die Bezeichnung *Dictyoneurae* gegeben. Die grosse Verwandtschaft direkt phylogenetischer Art zwischen diesen (Smilaceen wie *Convallaria* u. a.) und den ächten Liliaceen findet trotzdem in der unmittelbaren Anreihung der Ordnungen ihren Ausdruck. — Die Philydraceen weichen vom Bauplan aller dieser Ordnungen recht weit ab, scheinen aber dennoch sich hier am nächsten anzuschliessen, wenn sie nicht zu einer besonderen Klasse erhoben werden sollen.

7. Haemodoraceae. K3 C3 aktinomorph oder schwach zygomorph um das unterständige, halboberständige oder mit breitem Ringe im Perianth eingefügte Germen stehen bleibend, frei oder gewöhnlich in ein oft sehr langes aussen wolliges gemeinschaftliches, sechsspaltiges Blumenrohr mit 2-reihig gestellten Zipfeln verwachsen. A3 + 3 oder durch Abortus 3 mit einigen Staminodien, dem Perianth eingefügt. Samenknospen anatrop oder hemitrop, zu 1—∞ in jedem Fach; Samen mit dick lederartiger, seltener mit dünner Testa. — (Kräuter mit knolligem, sich nicht selten stammartig über die Erde erhebenden Rhizom und schmalen, breitscheidigen Blättern.)

8. Velloziaceae. K3 C3 aktinomorph zu einem gemeinsamen, oben sechsspaltigen Blumenrohr mit 2-reihig gestellten Zipfeln verwachsen, mit seiner Basis dem dadurch unterständig werdenden Germen durchaus angewachsen und in die Frucht eingehend. A3 + 3 oder $A3^{\infty} + 3^{\infty}$, dem Schlunde des Blumenrohrs eingefügt; jedes Stamen einfach mit verbreitertem Filament oder durch Chorise auf (meist je 3) bündelartig zusammenhängende Glieder vermehrt. Germen dreifächerig, im Grunde des Blumenrohrs eingewachsen, mit ∞ Samenknospen; Frucht eine holzige von den Resten des Perianths gekrönte Kapsel mit zahlreichen zusammengedrückten Samen. — (Holzige, oft stark verzweigte Stämme mit apical zusammengedrängten Blattrosetten und schmalen, breitscheidigen Blättern.)

Als eigene Ordnung, die beiden Gattungen *Vellozia* und *Barbacenia* umfassend, nach SEUBERT in *Flora brasiliensis* Bd. III, Thl. I, pag. 65. Andere Autoren ziehen dieselben zur vorigen oder zur folgenden Ordnung; doch scheint sie einen selbständigen Stamm darzustellen.

9. Amaryllidineae. (Vergl. die Fig. 18 auf pag. 312 von *Hymenocallis).* K3C3 aktinomorph (selten schwach zygomorph), über dem scharf unterständigen Germen frei mit zweireihig gestellten, gleichartigen aber oft verschiedengestaltigen Cyklen, oder in ein gemeinschaftliches und in 6 Zipfel getheiltes Blumenrohr (mit zuweilen stattfindender Coronabildung) verwachsen. A3 + 3 epigyn oder bei verwachsenem Perianth dessen Rohr eingefügt. Das unterständige Germen ist durch Zusammenstossen der drei parietalen Doppelplacenten unvollkommen dreifächerig; Samenknospen anatrop in jedem Fach in 2 Reihen übereinander (selten wenige); Frucht eine vielsamige Kapsel oder Beere, Samen mit häutiger Testa; Embryo klein, neben dem Hilum im Endosperm eingeschlossen. — (Kräuter mit Zwiebel- oder Knollenbildung, seltener niedere Holzstämme; Blätter schmal mit breiten Scheiden umfassend).

Die Placentation wird gewöhnlich als central in dreifächerigem Fruchtknoten angegeben; ich kann diese Anschauung nicht theilen, da bei den untersuchten Gattungen im Centrum ein dreieckiger Hohlraum übrig bleibt, um den die von der Wand herkommenden Placenten herumbiegen und die Samenknospen nach aussen gerichtet tragen.

10. Hypoxidineae. K3 C3 aktinomorph über dem scharf unterständigen Germen frei. A3 + 3 epigyn und der Basis des Perianths verwachsen. G3 dreifächerig; Samenknospen (hemitrop?) ∞ zweireihig in den Fächern; Samen (mit spröder schwarzer Testa) häufig mit schnabelförmigem Wulst (Strophiolum) neben dem seitlichen Hilum; Embryo quer zum Hilum durch das Endosperm sich erstreckend. — (Kräuter mit Rhizomen und schmalen, gefalteten, mit breiten Scheiden umfassenden Grundblättern).

11. Iridineae. K3 C3 aktinomorph oder zygomorph, über dem scharf

unterständigen Germen frei oder in ein gemeinschaftliches Blumenrohr verwachsen, bunt corollinisch. A3 antisepal; der antipetale Staminalcyklus abortirt, Antheren nach aussen aufspringend. Samenknospen in dem vollkommen dreifächerigen Fruchtknoten ∞, in 2 Reihen fachweise übereinander. Vielsamige Kapsel; Embryo klein, neben dem Hilum. — (Kräuter mit Knollen oder Rhizomen; Blätter schmal mit breitscheidiger Basis, oft nach der Phyllotaxie 1/2.)

12. Taccaceae. K3C3 über dem unterständigen Germen zu einem breiten, in 6 zweireihig gestellte Zipfel auslaufenden, krugförmigen Rohre verwachsen, grünlich oder corollinisch. A3 + 3 im Perianth ohne Filament sitzend mit geflügelten Antheren. G (3) einfächerig, mit kurzem Stylus unter den 3 breiten Stigmen; Samenknospen ∞ amphitrop auf freiem Funiculus. Frucht eine Beere. — (Stauden mit knolligem Wurzelstock und grundständigen Blättern, letztere breit oder zertheilt.)

13. Burmanniaceae. K3C3 aktinomorph oder schwach zygomorph, über dem unterständigen Germen abwelkend; K3 grösser, C3 zuweilen fehlend. A3 + 3 im Blumenrohr eingefügt, oder nur 3 antipetale Glieder fruchtbar. Germen unterständig ein- bis unvollkommen dreifächerig; die ∞ Samenknospen zu kleinen, den Orchideen ähnlichen Samen mit netzartiger Testa und wenigzelligem winzigen Embryo auswachsend. — (Kräuter mit schmal-linearen grundständigen Blättern.)

14. Pontederiaceae. K3C3 zygomorph, in ein gemeinsames Blumenrohr verwachsen, corollinisch. A3 + 3 mit zygomorpher Vergrösserung des vorderen Gliedes, oder 3 antipetale Glieder allein vorhanden; Antheren nach innen aufspringend. Germen oberständig, 1—3 fächerig mit 1—∞ Samenknospen. Frucht eine meist vielsamige Kapsel; Samen mit häutiger Testa und grossem mitten durch das Endosperm vom Hilum zur Chalaza hindurchgehenden Embryo. (Wasserpflanzen mit verbreiterten, oft herz- und pfeilförmigen Blättern an breiten Scheiden eingefügt.)

Das Endosperm wird als »mehlig« angegeben; ich habe es selbst nicht untersucht. In diesem Falle würde die Ordnung vielleicht neben den Rapateaceen mit mehr Recht unter den Bromelioideen stehen, wohin sie auch Brongniart (Enum. d. genres d. plantes 1843) gestellt hat. Dagegen spricht ihr *Perianthium aequale* aus 6 in gemeinsame Verwachsung eingegangenen Phyllomen von 2 Cyklen.

15. Gilliesiaceae. K3C3 oder durch Abortus K3C2 zygomorph, frei, ungleich, mit einer Coronabildung aus 3, 6 oder 12 Schuppen. A3 + 3 in einen fleischigen Krug verwachsen, alle fruchtbar oder durch Reduction die drei der Achse zugewendeten Glieder ohne Anthere. Germen oberständig, in den Staminaltubus eingesenkt, zu einer vielsamigen Kapsel (vom Bau der Liliaceen-Ordnung) heranwachsend. — Zwiebelgewächse mit schmalen, breitscheidigen Blättern.)

16. Philydraceae. Blüthen zygomorph: K2C2 von sehr ungleicher Grösse, das hintere Sepalum das vordere deckend, beide corollinisch und gross; die zwei Petalen klein und staminodial, beide nicht scharf in die Kelchlücken fallend, sondern nach vorn verschoben und dort mit dem vorderen Sepalum verwachsen. A1 durch Reduction sämmtlicher übrigen Glieder, nach vorn fallend, antisepal und zwischen den beiden staminodialen Petalen mit diesen zusammen am Grunde des Kelchblatts stehend. Germen oberständig mit vollkommen parietaler Placentation; Samenknospen ∞ anatrop. Samen klein mit geradem, neben dem Hilum liegenden Embryo im (Eiweiss und Stärke-

mehl haltenden?) Endosperm. — (Kräuter mit schmalen, breit scheidenartig umfassenden Blättern.)

17. Liliaceae. K3 C3 aktinomorph (nur in Ausnahmen wenig zygomorph), frei oder verwachsen. A3 + 3 (ausnahmsweise durch Abortus 3) hypogyn oder dem Grunde des Perianths angewachsen. Germen oberständig und frei vom Perianth, dreifächerig mit mehreren, meist ∞ anatropen — amphitropen Samenknospen in zwei Reihen fachweise übereinander. Frucht eine Kapsel *(Tulipeae, Agapantheae, Aloëae, Asphodeleae)* oder Beere *(Asparageae)*; die Testa der Samen blasshäutig *(Tulipeae, Agapantheae, Aloëae)* oder aus schwarzem, hartem und brüchigem Gewebe *(Asphodeleae, Asparageae)*; Embryo gerade oder gekrümmt inmitten des Endosperms, die Radicula neben dem Hilum. — Stauden mit Zwiebeln, Knollen, fleischigen Rhizomen, selten mit baumartig sich erhebenden Stämmen; Blätter schmal, mit breiten Scheiden umfassend, ausnahmsweise am oberen Stengeltheil mit schmalem Blattknoten: z. B. *Lilium.)*

Ich theile in der Abgrenzung der Ordnung ungefähr die von ENDLICHER in den Gen. pl. und im Enchiridion botanicum pag. 82—84 auseinandergesetzte Anschauung. Es ist richtig, wie auch ENDLICHER im Ench. botan. pag. 88 bemerkt, dass die Smilacineen mit den Asparageen auf das innigste zusammenhängen; da sie aber denselben oder einen grösseren Zusammenhang in anderen Gattungen mit den Roxburghiaceen zeigen, so ist es im Augenblick noch nicht möglich, die wirklich phylogenetisch selbständigen Sippen vom Ordnungsrange klar zu trennen.

Klasse V: **Dictyoneurae.** Blüthenbau vom allgemeinen Typus wie in Klasse IV, zuweilen di- oder tetramer. K3 C3 aktinomorph, gleichartig häufiger als bei den *Coronariae* grünlich und klein, selten in hochentwickelter Ausbildung. Andröceum di- oder seltener monocyklisch, epipetal, epi- oder perigyn. Germen aus G (2), (3) oder (4) unterständig—oberständig, mit 2—∞ anatropen [in der Tribus *Philesieae* orthotropen] Samenknospen in den Fächern. Same und Embryo vom Bau der *Coronariae.* — Blätter breit (oft herzförmig), mit bogig auseinander tretenden Nerven und Anastomosen vom netzadrigen Typus, ausnahmsweise (bei gewissen Convallarieen) nach dem streifigen Nervationstypus, zerstreut, gegenständig oder gequirlt am Stengel stehend, wo sie mit schmaler, scheidenloser Basis oder scharf abgesetzten dünnem Blattstiel eingefügt sind.

18. Smilacineae. Perianth 2-, 3- oder 4-mer, dicyklisch aus K + C, freiblättrig oder in gemeinsame Verwachsung beider eingehend. A2 + 2 oder 3 + 3 oder 4 + 4 im Perianth eingefügt oder an dessen Basis perigyn. Germen oberständig und nicht mit dem Perianth verwachsen, mehrfächerig mit einer dem Blüthennumerus entsprechenden Fachzahl; Samenknospen anatrop, amphitrop; orthotrope Samenknospen im einfächerigen Germen bei den Philesieen. Frucht eine Beere; Samen auf kurzem Funiculus mit dünnhäutiger Testa und kleinem Embryo in je nach der Krümmung der Samenknospen wechselnder Lage. — (Stauden oder strauchartig kletternde Pflanzen.)

19. Roxburghiaceae. K 2 C 2 (stets dimer) gleichartig, zu einem vierstrahligen Stern verwachsen. A2 + 2 dem Grunde des Perianths eingefügt und dadurch perigyn. Germen frei oder dem Perianth am Grunde kurz angewachsen, oberständig, mit sitzendem Stigma, einfächerig mit 2—∞ anatropen Samenknospen. Frucht eine zweiklappige Kapsel mit auf langem Funiculus in einem Haarbüschel sitzenden Samen und axilem Embryo. — (Stauden mit hochkletternden, zerstreut und gegenständig beblätterten Stengeln.)

20. Dioscoreaceae. Blüthen diklin, monöcisch oder diöcisch. ♂: K3 C3

über dem unterständigen Germen verwachsen und ein glockenförmiges Perianth bildend, grünlich und klein. A3 + 3, oder durch Abort die antipetalen Glieder auf Staminodien reducirt, im Grunde des Perianths stehend; G rudimentär. ♀: K3 C3 wie in den ♂ Blüthen. A fehlend oder durch 3 oder 3 + 3 Staminodien vertreten. G(3) unterständig dreifächerig, in jedem Fach zwei hängende anatrope oder amphitrope Samenknospen. Frucht kapselartig, seltener saftig; über den Bau des Embryos vergl. oben pag. 306. — (Stauden mit Knollen oder oberirdischem Knollenstamm und lang kletternden Stengeln; Blätter zerstreut oder gegenständig mit gedrehtem Stiel).

Klasse VI: **Enantioblastae.** Blüthen aktinomorph oder zygomorph. K3 von der Textur grüner Blätter oder Deckblätter, von der Corolle stets getrennt und meistens unter sich frei; C3 von petaloider Textur, frei oder in ein Rohr verwachsen, vor dem Kelch abwelkend. A3 + O oder 3 + 3 hypogyn oder an der Corollenbasis epipetal; in den zygomorphen Blüthen sind einige fruchtbare Glieder durch Staminodien ersetzt. Germen aus G(3) oberständig mit parietaler oder centraler Placentation und alsdann dreifächerig; Samenknospen an jeder Placente 1—wenige, orthotrop. Kapselfrüchte, oft vom stehenbleibenden Kelch umhüllt; die Samen mit stärkehaltigem Endosperm, an dessen Spitze dem Hilum gegenüber der antitrope Embryo eingeschlossen liegt. Blätter schmal und parallelnervig nach dem streifigen Typus, mit breiten Scheiden den Stengel umfassend.

21. Commelinaceae (s. Fig. 9 auf pag. 246). K3 C3 aktinomorph oder zygomorph hypogyn; K blattartig, C sympetal oder choripetal nach ⅓ Spirale sich deckend. A3 + 3, in den zygomorphen Blüthen ein ganzer Cyklus oder einzelne Glieder auf Staminodien reducirt. G(3) ein dreifächeriges Germen bildend mit einzelner oder wenigen Samenknospen in den Fächern. Samen flach, mit breiter Basis an den Trophospermien übereinander sitzend; der Embryo liegt unter einer Deckelklappe von einem Ringwall umgeben. — (Ansehnliche Kräuter und Stauden mit saftigen Stengeln).

22. Xyridineae. K3 C3 aktinomorph; K deckblattartig (nach Art der »Spelzenblüthen« in Division B), C sympetal und über dem Rohr zu dreistrahligem Limbus erweitert. Vom Andröceum ist der antisepale Cyklus auf Staminodien reducirt, der alternirende Cyklus fruchtbar mit epipetaler Insertion. G(3) mit parietaler Placentation einfächerig, Stylus zwischen den Staminen herabgebogen. Vielsamige Kapsel; die Samen länglich, eiförmig, der Embryo an der Spitze liegend. — (Stauden von rasigem Wuchs.)

23. Mayacaceae. K3 C3 aktinomorph; K blattartig und frei, C choripetal den Kelch an Grösse weit übertreffend. Andröceum monocyklisch antisepal mit an der Spitze aufspringenden Antheren, hypogyn. G(3) einfächerig antipetal, die vielsamige Kapsel dreiklappig; die eiförmigen Samen mit dem Embryo an der Spitze. — (Sehr zart beblätterte, kleine Kräuter).

Divisio B. Glumiflorae.

Perianthium ohne Corollenentwicklung aktinomorph, entweder trimer dicyklisch (K3 + 3) aus 6 freien Sepalen, oder seltener monocyklisch, oder ganz fehlend; trockenhäutige Deckblätter (»Spelzen, *Glumae*«) von einer dem calycinischen Perianthium gleichen Textur stützen die in dichten und oft stark zusammengedrängten Inflorescenzen angeordneten Blüthen. Geschlechtsvertheilung häufiger monoklin, jedoch bei einigen Ordnungen (24, 25) der Regel nach und bei einzelnen Gattungen der übrigen Ordnungen diklin. Andröceum am häufigsten trimer dicyklisch oder monocyklisch, seltener polymer oder oligomer; seine einzelnen Glieder frei in hypogyner Insertion, selten an der Basis verwachsen (Ordnung 24, 25). Gynäceum aus 3 synkarpen, oder 2 synkarpen Ovarien, oder aus einem einzigen freien (bei Ordnung 26 auch aus mehreren freien) Ovarium gebildet; Germen drei- bis einfächerig, oberständig mit 1—∞ Samenknospen, zu Kapselfrüchten oder einsamigen Achänien heranreifend. Samen mit stärkemehlhaltigem Endosperm und orthotropen oder antitropen Embryo.

Klasse VII: **Cyperoideae.** K3 + 3, oder K3, oder Ko. Geschlechtsvertheilung diklin (Ordnung 24, 25, Theile von 27) oder monoklin. A3 + 3, oder A3 bis A1. G(3) oder G(2) drei- oder einfächerig, mit je einer einzelnen Samenknospe im Germen oder in dessen Fächern; Samenknospe orthotrop (Ordnung 24, 25, 26), oder anatrop (Ordnung 27) mit der dadurch bedingten Lage des Embryos im Samen. Blätter schmal und parallelnervig.

24. Eriocaulaceae. Blüthen diklin, in kopfförmigen Inflorescenzen. Perianth sehr zarthäutig, trimer mit unpaarem der Achse zugewendeten Sepalum, oder abortiv. In den ♂ Blüthen: A3 + 3 oder 3, A2 + 2 oder 2 mit zweifächerigen Antheren, von einem Tubus umschlossen. In den ♀: G(3) oder (2) gefächert, in jedem Fach eine einzelne hängende orthotrope Samenknospe. Embryo dem Hilum gegenüber an der Spitze des Endosperms liegend. — (Sumpfstauden mit schwammigen, breitscheidigen Blättern).

25. Restiaceae. Blüthen diklin, in ährenförmigen Inflorescenzen. Perianth spelzenartig 3 + 3 oder durch Abortus reducirt, die paarigen Sepalen des äusseren Cyklus der Achse zugewendet. ♂: A3 dem inneren Cyklus des Perianths gegenübergestellt; Antheren meistens einfächerig. ♀: G1 bis (3) mit ein- bis dreifächrigem Germen, in jedem Fach eine einzelne hängende orthotrope Samenknospe. Embryo dem Hilum gegenüber an der Spitze des Endosperms. — (Stauden von binsenartigem Wuchs mit langscheidigen Blättern; Blattscheide offen).

26. Centrolepidineae. Blüthen monoklin oder polygamisch, in verkürzten ähren- oder kopfförmigen Inflorescenzen. Perianth fehlend, durch 1—3 Bracteen ersetzt. A1 durch Abortus der übrigen, (selten 2); Antheren einfächerig. G1 einfächerig, oder G(2)—(3) mehrfächerig, oder G2—∞ apocarp reihenweis neben einander gestellt; in jedem Fach eine einzelne hängende orthotrope Samenknospe. Embryo dem Hilum gegenüber an der Spitze des Endosperms. (Kräuter von rasigem Wuchs mit grundständigen, schmalen Blättern).

27. Cyperaceae. Blüthen bald monoklin, bald diklin, in einfachen oder zusammengesetzten ährenförmigen Inflorescenzen. Perianth fehlend, oft durch hypogyne Börstchen und Schüppchen angedeutet aber nie entwickelt. A3 (zuweilen bis 3 + 3 oder durch Reduction weniger); Antheren zweifächerig. G(2) oder (3), ein einfächeriges Germen mit einer einzelnen, aufrechten, anatropen Samenknospe bildend. Samen in den Achänien frei vom Endocarp; Embryo neben dem Hilum im Innern des Endosperms. — Stauden und Kräuter von Binsenwuchs; Blätter in der Spirale $\frac{1}{3}$ mit langen, geschlossenen Blattscheiden).

Klasse VIII: **Gramina.** Perianth fehlend, nur durch 2 (seltner 3) hypogyne Schüppchen angedeutet aber nie entwickelt; die einzelnen Blüthen von je einem Deckblatt (*»Gluma floralis«*) und einem zarthäutigen, zweinervigen Vorblatt (*»Palea«*) bis zur Fruchtreife umhüllt. A 3, selten 3 + 3 oder durch Abortus weniger als 3. G durch Abortus 1, mit 2 tief getrennten Stigmen; eine einzige aufsteigend-anatrope Samenknospe.

28. Agrostidineae (Gräser). Blüthen in ährenförmigen, zu einer Gesammtähre oder verzweigten Rispe vereinigten Inflorescenzen mit plötzlicher Trennung von Laubblatt- und Hochblattregion. Antheren zweifächerig. Samen in der gereiften Frucht mit seiner Testa dem Endokarp angewachsen (»Caryopsis«); Embryo neben dem Hilum an dem unteren Rande des Endosperms. (Holzige, perennirende oder annuelle, Halme mit Knoten bildende Pflanzen; Blätter in der Spirale ½ mit langen, offenen Scheiden und häutiger Blattzunge).

Klasse IX: **Juncoideae.** K 3 + 3 aus 6 freien, bis zur Fruchtreife unverändert stehen bleibenden Sepalen von bractealer (»spelzenartiger«) Textur. Geschlechtsvertheilung monoklin, in einzelnen Gattungen diklin. A 3 + 3, zuweilen durch Abortus der inneren Glieder A 3, hypogyn. G (3) in der Regel dreifächerig, seltener durch Zurücktreten der Dissepimente von der Achse einfächerig und in diesem Falle mit centraler oder parietaler Placentation; Samenknospen anatrop, wenigstens zu 3 im Germen oder zu vielen je zweireihig an den Placenten. Frucht eine 3—vielsamige Kapsel oder Steinfrucht; Embryo neben dem Hilum im harten Endosperm. Blätter parallelnervig.

29. Juncaceae. G (3) dreifächerig mit je 1 oder ∞ Samenknospen in den Fächern, oder einfächerig mit ∞ Samenknospen an parietalen Placenten, oder einfächerig mit 3 centralen Samenknospen; Stylus lang mit kleinem Stigma oder in 3 lange stigmatose Aeste gespalten. Kapselfrucht mit 3—∞ Samen, in Klappen aufspringend. — (Stauden, seltener Holzpflanzen oder annuelle Kräuter mit schmalen langscheidigen, flachen oder röhrigen Blättern).

30. Flagellariaceae. G (3) dreifächerig mit je 1 Samenknospe in den Fächern; Stylus sehr kurz in drei breite stigmatose Spitzen auslaufend. Steinfrucht mit 3 an centraler Placente in drei Steinkernen sitzenden Samen, selten durch Abortus 2- oder 1-samig. — (Hohe, oft kletternde, in grosse Blüthenrispe auslaufende Stengel; Blätter breiter, zwischen den aus dem Grunde austretenden primären Nerven längsgefaltet, mit langen nach oben offenen Scheiden).

Divisio C. Diclines.

Perianthium kelchartig oder corollinisch gefärbt trimer dicyklisch mit gleicher oder gleichartiger Ausbildung in beiden Cyklen (K 3 + 3), oder monocyklisch (2- oder 3-mer), aktinomorph, oft am Grunde durch fleischige Ausbildung verwachsen und nur in Gestalt schmaler Blattsäume aus den dicken Inflorescenzachsen hervortretend, in sehr vielen Fällen völlig fehlend und alsdann nicht durch Bracteen in seinen Funktionen ersetzt. Geschlechtsvertheilung diklin (polygamisch bei wenigen Gliedern der Ordnung 31; monoklin in einigen Tribus der Ordnung 35); die männlichen und weiblichen Blüthen zugleich auch in der Ausbildung des Perianths meistens verschieden, häufiger monöcisch (in bestimmter Inflorescenzvertheilung zwischen den beiden Geschlechtern) als diöcisch. Andröceum in Zahl und Stellung von 1—∞ in einem oder mehreren Cyklen schwankend, in den monoklinen Blüthen hypogyn. Gynäceum aus 1—∞ apokarpen oder häufiger synkarpen Ovarien mit oberständigem Germen, nicht selten in die Inflorescenzachse tief eingesenkt und dadurch zu gegenseitiger Verschmelzung neigend; Samenknospen 1—∞ in den Fächern oder an parietalen Placenten, in mannigfaltiger Entwicklung. Samen mit kleinem Embryo und mit stark entwickeltem eiweisshaltigem Endosperm (bei Ausnahmen von Ordnung 37 ist das Endosperm mehlhaltig oder liegt ein makropoder Embryo ohne Endosperm im Samen).

Klasse X: **Palmae.** Inflorescenz eine Rispe mit in Gruben der Haupt- und Nebenachsen eingesenkt sitzenden diklinen (seltener polygamischen) Blüthen, oder eine durch fleischige Ausbildung zum Spadix werdende dicke Aehre. Perianth grün oder corollinisch, bracteenartig zäh oder fleischig-weich, 3 + 3; in den ♂ Blüthen der äussere Cyklus sehr viel kleiner als der innere, der äussere sich deckend, der innere klappig; in den ♀ Blüthen beide Cyklen gleichartiger convolutiv oder klappig. ♂: A 3 + 3, selten mehr, meist um ein Rudiment des Germen gestellt. ♀: Schwache Staminalrudimente; G (3) apokarp oder synkarp, ausnahmsweise (3 + 3), ein der Zahl der Ovarien entsprechend mehrfächeriges Germen bildend; in jedem Ovar an der mit der Blüthenachse verschmolzenen Naht eine einzige grosse, in das Achsengewebe meistens tief eingesenkte Samenknospe. Frucht eine Beere oder Steinfrucht mit 3—1 Samen; Embryo in variabler Lage in mächtigem, hornartigem Endosperm. — Pflanzen mit Holzstammbildung ohne secundäres Dickenwachsthum, selten ganz stammlos bleibend. Blätter mit fiederiger oder strahliger Nervation der Hauptnerven, mit gefalteter Vernation, meistens in den oberen oder unteren Falten zerreissend und dann gefiederte oder fächerförmig zerschlitzte Blätter darstellend.

Diese Klasse, eine sehr natürliche, wird aus dem Grunde als nur eine einzige Ordnung *Phoeniceae* mit Namen, umfassend aufgefasst, weil die morphologischen Charaktere ihrer einzelnen Tribus vielfach ineinander greifen. Verfolgt man jedoch aufmerksam eine phylogenetische Gliederung des ganzen Systems und ist man bestrebt, die Gattungen der durch tiefe Lücken getrennten oder sogar vermuthlich aus getrenntem Ursprung hervorgegangenen Formenkreise in eine sich danach ergebende grössere Zahl von Ordnungen der Klasse unterzuordnen, so darf man drei Ordnungen aus den Palmen bilden. Die erste derselben (die Coryphinen) steht mit den Flagellariaceen in unmittelbarer Verbindung und schliesst sich also den Juncoideen an, mit denen man sie als Klasse unbedenklich verbinden könnte, wenn sie eben die einzigen Palmen wären. Die zweite (die Lepidocaryinen und Borassinen) scheint sich, aber in fernerer und nicht so deutlicher Verwandtschaft, den Gräsern oder aber den Restiaceen anzuschliessen. Die dritte endlich hängt durch *Phytelephas* und andere Berührungen am innigsten mit den Cyclanthaceen zusammen und schliesst sich enger an die Spadicifloren an; es ist dies die von mir Ceroxylinen genannte Gruppe. Es sind also die beiden divergenten Meinungen in den neueren Systemen, wonach die Palmen bald den Juncoideen, bald den Spadicifloren angeschlossen werden sollten, beide berechtigt, je nachdem man diese oder jene Glieder derselben im Auge hat, und daher ist ihre Stellung hier zwischen den beiden genannten anderen Klassen als die natürlichste erachtet.

Trotzdem es möglich ist, diese Verwandtschaftsfäden zu verfolgen, gelangt man dennoch zu keinem klaren Ziele, weil fast alle von starker Bedeutung erscheinenden Charaktere nicht ausschliesslich auf die eine oder andere der genannten drei Hauptgruppen sich beschränken, gewisse Charaktere der Special-Inflorescenzen ausgenommen. Dies lässt die vermuthete Verschiedenheit des Ursprungs als von minderem Werth erscheinen und lässt der Möglichkeit Raum, dass es doch nur divergente Ausbildungsweisen eines selbständigen Stammes seien. Aus dem

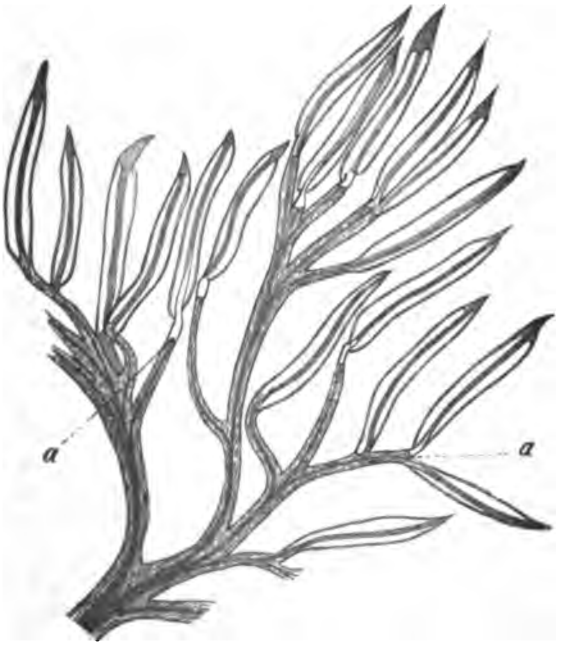
Grunde halte ich es für geboten, im System die Palmen (ausgenommen die anomalen Gattungen) als einzige Ordnung einer selbständigen Klasse hinzustellen.

31. Phoenicineae. Charakter der Ordnung mit dem der Klasse zusammenfallend.

Klasse XI: **Spadiciflorae.** Blüthen diklin (Ausnahmen unter Ordnung 35), zahlreich in dichter monöcischer oder diöcischer Anordnung einer einfachen oder verzweigten fleischigen Blüthenachse, dem Spadix, eingesenkt oder aufsitzend. Perianth fehlend oder rudimentär, oder aus 4—6 calycinischen Blättern gebildet. ♂: 1—∞ Staminen, frei oder verwachsen, ohne oder mit rudimentärem Rest des Gynäceums. ♀: Oberständiges aus 1—∞ Ovarien bestehendes, 1—mehrfächeriges Germen, die der Nachbarblüthen nicht selten in der Oberfläche des Kolbens gemeinsam verwachsen; Samenknospen 1—∞ basilar, an parietalen oder centralen Placenten, von verschiedenem Bau. 1—∞ samige Steinfrüchte oder Beeren in dichter Anhäufung oder Verwachsung; Embryo in wechselnder Lage, in starkem eiweisshaltigem Endosperm; ausnahmsweise ist das Endosperm stärkehaltig oder vom Embryo fast völlig verdrängt (Ordnung 35, 36). Blätter mit strahliger, fiederiger oder längslaufender Nervation.

32. Cyclanthaceae. Blüthen stets diclin zu monöcischen Inflorescenzen, die ♂ zwischen den ♀ in bestimmter Anordnung, vereinigt, auf einfachem fleischigem Kolben. Perianth fehlend oder rudimentär. A∞; G (2) oder (4) ein einfächeriges Germen mit 2 oder 4 parietalen Placenten und zahlreichen anatropen Samenknospen bildend, unter einander zu einem die Samen einhüllenden fleischigen Gewebe (Syncarpium) verwachsend. — (Kriechende Stauden oder Holzpflanzen mit niederem Stamm; Blätter mit gefalteter Vernation, strahliger oder fiederiger Nervation).

33. Pandanaceae. Blüthen stets diklin, diöcisch, auf einfachem oder reich verästelten Kolben gedrängt oder locker. Perianth fehlend. ♂: nackte, aus 1—∞ Staminen gebildete Blüthen (s. Fig. 23). ♀: Germen einfächerig, frei oder mit dem der Nachbarblüthen verwachsen, je 1—∞ Samenknospen von verschiedenem Bau enthaltend, zu einem holzigen oder beerenartigen Syncarpium auswachsend. — (Holzpflanzen mit getheiltem Stamm; Blätter lang lineal in dichter Spirale).



(B. 521.) Fig. 23.
Stück des männlichen Blüthenkolbens von *Pandanus utilis*, nackte Staminen zeigend.

34. Typhaceae. Blüthen stets diklin, monöcisch auf verschiedenen Theilen derselben kolbenartigen Inflorescenz. Perianth rudimentär, aus fädigen

Schuppen gebildet. ♂: 6—∞ Staminen. ♀: Ovar 1 mit einer hängenden anatropen Samenknospe, oder G (2) zweifächerig zweisamig. Früchte trocken, von einander getrennt, Endosperm stärkemehlhaltig. — (Stauden mit linealen, entfernt stehenden Blättern.)

35. Araceae. Blüthen diklin oder in einigen Tribus monoklin, die diklinen auf einfachem Kolben monöcisch mit Anordnung der ♂ auf dem oberen Theile der Inflorescenz. Perianth fehlend oder rudimentär aus 4—6 Sepalen. ♂: A1—∞, in den monöcischen Gattungen oft zu einem »Synandrium« verwachsen, in den monoklinen frei und hypogyn. ♀: G1—∞ zu 1— mehrfächerigem Germen verwachsen, mit 1—∞ Samenknospen in den Fächern von verschiedenem Bau. Beerenartige, 1—∞ samige Früchte, frei oder verwachsen; Embryo klein, oder gross bis makropod, meistens in starkem eiweisshaltigem, seltener in stärkehaltigem Endosperm. — (Stauden, oft gross und lang kletternd und zur Stammbildung neigend; Blätter entfernt, strahlignervig oder fiederig). Siehe Fig. 24.

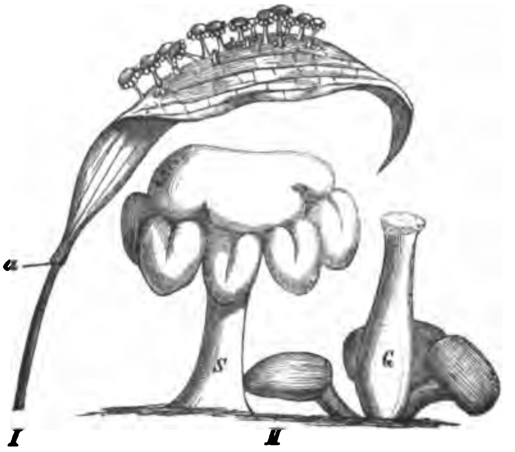


Fig. 24. (B. 522.)
I Blüthenstand (Spadix, dem Hochblatte angewachsen) gemischter Blüthen beiderlei Geschlechts von *Spathicarpa platyspatha;* II dieselben vergrössert, S das Synandrium der ♂, G das Gynäceum der ♀ Blüthen.

36. Lemnaceae. Blüthen diklin, auf derselben sehr reducirten Inflorescenz monöcisch, aus nur 2♂ + 1♀, oder aus 1♂ + 1♀ Blüthe bestehend. Perianth fehlend. ♂: A1—2, ♀: G1 mit 1—7 verschieden gebauten Samenknospen im Grunde des Germen. Endosperm im Samen eiweisshaltig oder fehlend. — (Schwimmende Wasserpflanzen mit sprossendem Laub).

Zweite Reihe: Macroblastae.

Gemäss den auf pag. 327 gemachten Auseinandersetzungen folgt hier nun, nach der langen Reihe der mikroblasten Ordnungen in 11 verschiedenen Klassen, die nur eine einzige Klasse umfassende Reihe der mit makroblastem Embryo versehenen Ordnungen. Die Anordnung ist so getroffen, dass sich dieselben an die Araceen und Lemnaceen anschliessen, weil bei diesen ausnahmsweise ein analoger Bau des Samens auftritt; auch aus anderen (Inflorescenz- etc.) Gründen hat man nicht mit Unrecht an einer Verwandtschaft zwischen Araceen, Lemnaceen und den Najadeen mit abgekürzten Blüthenkolben und Blüthen, welche den monoklinen Araceen im Typus nicht zu unähnlich sind, festgehalten. — Im Blüthenbau herrscht bei den 4 monokotylen Ordnungen der Helobiae grosse Mannigfaltigkeit, so dass der Klassencharakter längst nicht so einheitlich auftritt als in den vorhergegangenen 11 Klassen. Vielleicht hängt dies mit der oft constatirten Abänderungsfähigkeit von Wasserpflanzen zusammen. Der Embryo, der bei den nur mit Zweifel hier an die Alismaceen angeschlossenen Triurideen auch nicht einmal zu der normalen Entwicklung gelangte, bildet den einzigen festen Charakter.

Er ist gross, den Samen ausfüllend, gerade oder mit seinem in lange Spitze ausgezogenen Kotyledon ein wenig oder bis zur hufeisenförmigen Rundung gekrümmt, trägt an der Basis des Kotyledons über dem dickeren hypokotylen Gliede einen deutlichen Schlitz zur Weiterentwicklung der Stammknospe, und zeigt schon vielfältig in Samen die aus der Coleorrhize austretende Hauptwurzel. Nur ausnahmsweise bleibt ein Rest des Endosperms um den Embryo erhalten, und alsdann sind die Anschlüsse an Ordnungen wie Typhaceen, Araceen und Lemnaceen dadurch um so evidenter.

Divisio D. Macroblastae.

Perianth in verschiedener Ausbildung vorhanden oder fehlend, im letzteren Falle nicht durch Bracteen unter den Einzelblüthen ersetzt. Geschlechtsvertheilung monoklin oder durch Abortus der einen Organklasse diklin, die diklinen Blüthen in Inflorescenz und Perianth gleichartig. Andröceum und Gynäceum wie bei den *Diclines* variabel, aber die Einzelfrüchte getrennt bleibend. Samen mit grossem, stark entwickeltem Embryo.

Klasse XII: **Helobiae.** Perianth aktinomorph aus stark geschiedenem grünem Kelch und zarter, bunt gefärbter und frühzeitig abfälliger Corolle K3C3, oder aus gleichmässigen grünlich gefärbten zweireihig sich deckenden Blättern, oder aus Staminalanhängseln entwickelt, oder endlich völlig fehlend. A3 + 3, oder durch Vermehrung und Spaltung der Cyklen A∞, oder durch Reduktion bis auf 1 Glied verringert. G 1—∞ apokarp oder synkarp; wenn nur ein Ovar vorhanden ist, kann dasselbe auch nur eine Samenknospe enthalten, sonst besteht die Frucht in der Regel aus mehreren, 1—∞ samigen Carpellen. Lage des Embryos im Samen variabel. Fiedernervige oder längsstreifige Nervation mit Anastomosen nach dem streifigen Typus in den Blättern.

Die Klasse zerfällt in zwei scharf geschiedene Abtheilungen nach dem Verhalten des Germen in Bezug auf Ober- oder Unterständigkeit:

a) *Helobiae hypogynae.* G 1—∞ apokarp oder synkarp, oberständig; Perianth fehlend oder mit dem Andröceum hypogyn: Ordnung 37, 38, 39.

b) *Helobiae epigynae.* G 3—6 synkarp, ein einfächeriges unterständiges Germen bildend; Perianth in den weibl. oder monoklinen Blüthen mit dem Andröceum epigyn, in den männl. Blüthen auf der Spitze des Blüthenstiels: Ordnung 40.

a) *Helobiae hypogynae.*

37. Najadineae. Blüthen diklin mit fehlendem oder rudimentärem Perianth (die meisten Posidonieen, Zannichellieen, Zostereen, Najadeen incl. Cymodocea), oder monoklin mit einem aus Staminalanhängeln *(Potameae)* oder aus zwei alternirenden 2- oder 3-meren Cyklen gebildeten Perianth (die meisten Juncagineen und Aponogeton). A 1—6. G 1—6 völlig getrennt oder an der Bauchseite kurz verwachsen mit je 2—∞ anatropen, campylotropen, orthotropen Samenknospen. Samen ohne Endosperm mit langem, am Kotyledon meistens gekrümmten oder zurückgebogenen Embryo. — (Grösstentheils schwimmende, seltener aufrecht wachsende Wasserpflanzen).

Ich stimme in der Vereinigung aller der genannten Tribus zu dieser einheitlichen Ordnung mit Bentham und Hooker, Gen. pl. III. 1010 überein; andere Autoren, z. B. auch Eichler in seiner 4. Auflage des Syllabus, pag. 36 und 39, trennen die eigentlichen Najadeen von den mit Perianth versehenen Juncagineen, setzen die ersteren unter die Spadicifloren und die letzteren unter die Helobien. Dass dafür verwandtschaftliche Gründe vorliegen, habe ich selbst auseinandergesetzt. Die Unterordnung der Juncagineen schliesst die Verwandtschaft eng an die Alismaceen, und könnte vielleicht auch mit diesen vereinigt werden.

38. Alismaceae. Blüthen monoklin, seltener durch Abortus diklin, mit dicyklisch-trimerem Perianth, der äussere Kreis grün, der innere corollinisch: K 3 C 3; (ausnahmsweise neigen beide Cyklen zu gleichmässiger Textur hin: z. B. Butomus). A 3 + 3, 9 oder ∞, frei. G 3 + 3 oder ∞ in spiraliger Anordnung, apokarp oder an der Bauchseite an einander geheftet, jedes Ovar in besonderen Stylus auslaufend; Samenknospen 1, 2 oder ∞, anatrop, hemitrop, amphitrop. Samen ohne Endosperm; Embryo mit zugespitztem Kotyledon, hufeisenförmig zusammengebogen. — (Aufrechte, seltener schwimmende Wasserpflanzen).

? 39. Triuridineae. Blüthen diklin mit zarthäutigem, 3—8spaltigem Perianth. ♂: A 2—6 auf fleischigem Discus oder an der Perianthbasis stehend. ♀: G ∞ apocarp mit seitlich, an der Bauchseite oder am Grunde hervortretendem Stylus; je eine anatrope Samenknospe im Grunde der Ovarien. Samen mit dicker Testa, einen homogenen Nucleus einschliessend; Embryo? (Zarte kriechende Stauden mit hyalinen nervenlosen Blättern).

b) *Helobiae epigynae.*

40. Hydrocharidineae. Blüthen diklin oder seltener monoklin, mit Perianth K 3 C 3 (oder seltener mit unterdrückter Corollenbildung: *Vallisneria, Thalassia, Halophila)*; Kelch grün, Corolle zart und bunt. ♂: A 3—12 oder ∞. ♀: G (3)—(6) mit einem einfächerigen, in der eingesenkten Blüthenachse entstehenden unterständigem Germen, in welchem die Samenknospen zahlreich an 3—6 parietalen Placenten sitzen; Stylus in eine der Placenten entsprechende Zahl von Stigmen sich theilend. Samen ohne Endosperm mit dickem Embryo, aus dessen Seitenspalte die Plumula vorragt. — (Schwimmende Wasserpflanzen).

§ 3. Die Klassen und Ordnungen der Dikotylen.

1. Uebersicht der Eintheilung.

***Series Dichlamydeae.** (A—C: gamopetalae, D—K: choripetalae.)

Perianthium dicyclicum; exterius: calyx, interius: corolla gamopetala vel choripetala. Erhebliche Ausnahmen in den Divisionen E (Calyciflorae apetalae), G (Disciflorae diclini-apetalae), H (Cyclospermae), bei denen die Staminen entweder in dem gamosepalen Kelche, oder auf einem Discus wie bei den verwandten corollentragenden Ordnungen inserirt sind.

Divisio A. Gamopetalae epigynae.

- Cl. I. Compositae. [1. Lactucaceae, 2. Asteraceae, 3. Ambrosiaceae; 4. Calyceraceae.]
- Cl. II. Aggregatae. [5. Dipsaceae; 6. Valerianaceae.]
- Cl. III. Caprifolia. [7. Loniceraceae; Rubiaceae.]
- Cl. IV. Lobelioideae. [9. Campanulaceae; 10. Lobeliaceae; 11. Stylidiaceae; 12. Goodeniaceae; 13. Brunoniaceae.)

Divisio B. Gamopetalae corolliflorae.

- Cl. V. Personatae. [14. Columelliaceae; 15. Gesneraceae; 16. Bignoniaceae; 17. Utriculariaceae; 18. Orobanchaceae; 19. Scrophulariaceae; 20. Sesamaceae; 21. Acanthaceae.

Cl. VI. Labiatae. [22. Selagineae; 23. Myoporaceae; 24. Verbenacae; 25. Salviaceae.]

Cl. VII. Rotatae. [26. Boragineae; 27. Hydrophyllaceae; 28. Polemoniaceae; 29. Convolvulaceae; 30. Nolanaceae; 31. Solanaceae.]

Cl. VIII. Contortae. [32. Gentianaceae; 33. Asclepiadineae; 34. Apocynaceae; 35. Loganiaceae.]

Cl. IX. Diandrae. [36. Jasminaceae; 37. Oleaceae.] Anhang: 38. Plantagineae.

Divisio C. Gamopetalae antistemones.

Cl. X. Primuloideae. [39. Plumbagineae; 40. Primulaceae; 41. Myrsinaceae.]

Cl. XI. Styracoideae. [42. Sapotaceae; 43. Diospyraceae; 44. Styracineae.]

Cl. XII. Bicornes. [45. Epacridineae; 46. Diapensiaceae; 47. Ericaceae; 48. Pyrolaceae; 49. Lennoaceae.]

Divisio D. Calyciflorae choripetalae.

Cl. XIII. Umbellatae. [50. Cornaceae; 51. Araliaceae; 52. Apiaceae.]

Cl. XIV. Corniculatae. [53. Hamamelideae; 54. Bruniaceae; 55. Ribesiaceae; 56. Saxifragaceae; 57. Brexiaceae; 58. Cephalotaceae; 50. Crassulaceae; 60. Platanaceae.]

Cl. XV. Senticosae. [61. Rosaceae; 62. Amygdalaceae; 63. Chrysobalanaceae.]

Cl. XVI. Leguminosae. [64. Mimosaceae; 65. Caesalpiniaceae; 66. Phaseolaceae.]

Cl. XVII. Onagrariae. [67. Lythraceae; 68. Oliniaceae; 69. Myrtaceae; 70. Melastomaceae; 71. Jussieuaceae; 72. Trapaceae; 73. Rhizophoraceae; 74. Combretaceae.]

Cl. XVIII. Opuntiae. [75. Mesembryaceae; 76. Cactaceae.]

Cl. XIX. Peponiferae. [77. Passifloraceae; 78. Papayaceae; 79. Turneraceae; 80. Loasaceae; 81. Cucurbitaceae; 82. Samydaceae.]

Divisio E. Calyciflorae apetalae.

Cl. XX. Hygrobiae. [83. Haloragidineae; 84. Datiscaceae; 85. Begoniaceae.]

Cl. XXI. Daphnoideae. [86. Thymelaeaceae; 87. Elaeagnaceae; 88. Penaeaceae; 89. Proteaceae.]

Divisio F. Disciflorae choripetalae.

Cl. XXII. Frangulae. [90. Olacineae; 91. Ilicineae; 92. Chailletiaceae; 93. Salvadoraceae; 94. Celastraceae; 95. Rhamnaceae; 96. Vitideae.]

Cl. XXIII. Aesculi. [97. Sapindaceae; 98. Malpighiaceae; 99. Erythroxylaceae.]

Cl. XXIV. Terebinthinae. [100. Meliaceae; 101. Citraceae; 102. Zygophyllaceae; 103. Rutaceae; 104. Connaraceae; 105. Burseraceae; 106. Simarubaceae; 107. Anacardiaceae; 108. Zanthoxylaceae.]

Divisio G. Disciflorae diclini-apetalae.

Cl. XXV. Tricoccae. [109. Stackhousiaceae; 110. Euphorbiaceae; 111. Empetraceae; 112. Callitrichaceae.]

Divisio H. Cyclospermae.

Cl. XXVI. Caryophylli. 113. Aïzoaceae; 114. Nyctagineae; 115. Phytolaccaceae; 116. Thelygonaceae; 117. Dianthaceae; 118. Paronychiaceae; 119. Salsolaceae; 120. Amarantaceae.

Divisio J. Chlamydoblastae.

Cl. XXVII. Hydropeltides. [121. Nymphaeaceae; 122. Cabombaceae; 123. Nelumbiaceae.]

Appendix: Cl. XXVIII. Hysterophyta. [a) Serpentariae: 124. Aristolochiaceae; b) Rhizantheae: 125. Rafflesiaceae; 126. Loranthaceae; 127. Santalaceae; 128. Balanophoraceae.]

Divisio K. Thalamiflorae choripetalae.

Cl. XXIX. Polygaloideae. [129. Polygalaceae; 130. Vochysiaceae; 131. Trigoniaceae; 132. Tremandraceae; 133. Pittosporaceae.]

Cl. XXX. Gruinales. [134. Linaceae; 135. Oxalidineae; 136. Geraniaceae; 137. Tropaeolaceae; 138. Balsaminaceae; 139. Limnanthaceae.]

Cl. XXXI. Columniferae. [140. Tiliaceae; 141. Sterculiaceae; 142. Malvaceae.]

Cl. XXXII. Guttiferae. [143. Camelliaceae; 144. Marcgraviaceae; 145. Dilleniaceae; 146. Clusiaceae; 147. Hypericaceae; 148. Elatinaceae; 149. Dipterocarpaceae; 150. Chlaenaceae.]

Cl. XXXIII. Cistoideae. [151. Ochnaceae; 152. Bixaceae; 153. Resedaceae; 154. Violaceae; 155. Cistaceae; 156. Tamariscineae; 157. Droseraceae; 158. Sarraceniaceae;? 159. Nepenthaceae.]

Cl. XXXIV. Cruciferae. [160. Brassicaceae; 161. Capparidineae; 162. Fumariaceae; 163. Papaveraceae.]

Cl. XXXV. Polycarpicae. [164. Berberidineae; 165. Lardizabalaceae; 166. Menispermaceae; 167. Ranunculaceae; 168. Magnoliaceae; 169. Anonaceae; 170. Schizandraceae.]

** **Series Monochlamydeae.** Perianthium dicyclicum vel monocyclicum calycinum, vel organa sexualia florum plerumque diclinium sine perianthio bracteis suffulta.

Divisio L. Apetalae isomerae.

Cl. XXXVI. Trisepalae. [171. Myristicaceae; 172. Lauraceae; 173. Monimiaceae; 174. Calycanthaceae.]

Cl. XXXVII. Ochreatae. [175. Polygonaceae.]

Cl. XXXVIII. Urticoideae. [176. Urticaceae; 177. Cannabineae; 178. Ulmaceae; 179. Moraceae.]

Cl. XXXIX. Piperoideae. [180. Saururaceae; 181. Piperaceae; 182. Chloranthaceae.] Anhang. 183. Ceratophyllaceae; 184. Podostemaceae; 185. Batidineae; 186. Leitneriaceae; 187. Lacistemaceae.

Divisio M. Dimorphantae diclines.

Cl. XL. Juliflorae. [188. Salicineae; 189. Juglandineae; 190. Myricaceae; 191. Casuarinaceae.]

Cl. XLI. Cupuliferae. [192. Betulaceae; 193. Corylaceae; 194. Fagaceae; 195. Balanopideae.]

---

2. Erklärung der Anordnung nach Verwandtschaftsreihen. — Wie bei den Monokotylen ist in der hier getroffenen Anordnung versucht, die nach phylogenetischer Morphologie (s. pag. 240—251) als höchste erscheinenden Ordnungen an die Spitze zu stellen und von diesen aus abwärts das System zu gliedern. Dabei stellen sich aber in den vielen Klassen und Ordnungen der Dikotylen ganz andere Schwierigkeiten heraus, als bei den viel leichter in verwandtschaftliche Uebersicht zu bringenden weniger zahlreichen Monokotylen, weil alle Hauptgruppen mit mehreren anderen unzweifelhaft zusammenhängen, entweder durch wirkliche Stammesverwandtschaft, oder durch analog aber in selbständiger Weise fortgeschrittene Entwicklungsweise. Da es unmöglich ist, diese sich kreuzenden Verwandtschaftslinien in einer fortlaufenden Aufzählung zum Ausdruck zu bringen, so müssen hier neben den zur Grundlage der Eintheilung überhaupt gewählten Principien besonders auch die mehrseitigen Anschlüsse der Gruppen unter einander erörtert werden. —

Die Hauptabtheilungen. Der Entwicklungsgrad des Embryos, welcher bei den Monokotylen als erstes Kriterium neben der Ausbildungsweise des Perianths betrachtet werden musste, fällt in dieser hervorragenden Eigenschaft bei den Dikotylen fort; er ist beispielsweise makroblast ohne Endosperm bei Compositen, Leguminosen, Cruciferen und Cupuliferen, klein in reichem Endosperm bei Rubiaceen, Umbelliferen, Ranunculaceen, Piperaceen, und wechselt in diesen Eigenschaften nicht selten bei den Ordnungen derselben Klasse. Der einzige Charakter, welcher mit Natürlichkeit und ohne zu grosse praktische Durchführungsschwierigkeiten die hauptsächlichen dikotylen Gruppen anordnen lässt, ist wiederum die Ausbildungsweise des Perianths zusammen mit den Insertionsverhältnissen. So sind die ganzen Divisionen in zwei grosse Serien gebracht, von denen die erstere *(Dichlamydeae)* im Charakter Kelch und Corolle als getrennte, mono—polycyklische oder spiroidische Blüthenorgane mit verschiedener Verwachsung und Insertion fordert, die zweite dagegen entweder ein »Perigon« von kelchartigem Charakter allein besitzt *(Monochlamydeae)* oder gar nur nackte Blüthen in den Achseln von Bracteen enthält *(Achlamydeae,* den vorigen zugerechnet.

Seit alter Zeit ist der Besitz oder Mangel einer Corolle als Charakter höchster Wichtigkeit für die Dikotylen anerkannt und im System durchgreifend verwendet; allerdings legte man gleichzeitig dasselbe Gewicht auf die (entweder gamopetale oder choripetale, verwachsenblättrige oder getrenntblättrige) Beschaffenheit der Corolle selbst, wenn sie vorhanden war, und bildete meist drei ganz als gleichwerthig behandelte Haufen aus den Ordnungen: *Gamopetalae* (oder *Monopetalae, Sympetalae), Choripetalae* (oder *Eleutheropetalae, Dialypetalae, Polypetalae)* und *Apetalae.* Nun kam das praktische Bedürfniss, die grössten Gruppen sowohl verwandtschaftlich als auch zugleich sicher diagnostisch zu gestalten, zur Prüfung dieser drei grossen Haufen, fand, dass die *Gamopetalae* sich fast in allen Fällen sicher und leicht als solche erkennen lassen, während die *Apetalae* sich mit den *Choripetalae* in vielen Gruppen verwischen; und es bewirkte daher dies praktische Bedürfniss zusammen mit den fortgeschrittenen Kenntnissen, dass in neuerer Zeit fast überall der Haufen *Apetalae* eingezogen und unter den vorhergehenden vertheilt wurde. Dennoch scheint es richtiger, da doch in erster Linie die natürlichen Principien der Verwandtschaft im System zum Ausdruck gelangen sollen und erst in viel geringerem Maasse die Zweckmässigkeitsrücksichten »zum Bestimmen« in Frage kommen, die erste Eintheilung nach dem »typischen« Besitz oder Mangel der Corolle vorzunehmen; denn die gamopetalen Ordnungen hängen mit den choripetalen durch viel zahlreicher gekreuzte Verwandtschaftsfäden zusammen, als beide mit denjenigen apetalen Gruppen, in denen gar keine Glieder den Besitz der Corolle aufweisen und denen aus verwandtschaftlichen Rücksichten der Besitz einer Corolle überhaupt abzusprechen ist, während man die letztere bei anderen Ordnungen als in späterer neuer Weiterbildung abortirt betrachten muss.

Es müssen demnach, um die genannte Eintheilung natürlich und nützlich zu gestalten, zu den Mono- und Achlamydeen nur diejenigen Ordnungen gestellt werden, welche niemals von Kelchen eingeschlossene oder getragene Corollen besitzen; dagegen kommen in fast allen Gruppen der Gamo- und Choripetalen Gattungen, ja selbst ganze Ordnungen vor, welche bei aller innigen Verwandtschaft mit corollentragenden anderen Gattungen oder Ordnungen doch hinsichtlich ihres eigenen Perianthcharakters mit den Mono-, resp. Achlamydeen übereinstimmen. Die erste Reihe der Dichlamydeen soll daher die Verwandtschaftskreise zusammenfassen, welche entweder in ihren Ordnungen durchweg dichlamydeisch, ohne Ausnahme, sind, oder welche wenigstens in irgend welchen ihrer deutlich verwandtschaftlich zusammengefügten Gruppengenossen Dichlamydie als Typus zeigen; dagegen kommt in der zweiten Reihe, in den Mono- und Achlamydeen ein Auftreten von Kelch und Corolle neben einander nicht vor, wohl aber kann auch bei ihnen der Kelch (das Perigon) besonders nach den Formeln $K\,2 + 2$ oder $K\,3 + 3$ dicyklisch entwickelt sein, ohne in seinem inneren Cyklus die früher besprochenen Eigenschaften der Corolle auszubilden.

Sehr selten sind die Ausnahmen vom Besitz der Corolle bei den Gamopetalen; die mitteleuropäische Esche liefert eines der bekanntesten Beispiele. Es ist ja auch im Allgemeinen einleuchtend, dass die zu geschlossener Röhre sich entwickelnden Blumenblätter eine Blüthenorganisation veranlassen, in welcher sie viel weniger leicht entbehrt werden können. — Sehr häufig sind die Ausnahmen bei den Choripetalen, und hier sind einige Divisionen, die *Tricoccae*-Klasse mit den Euphorbiaceen *(Disciflorae diclini-apetalae)* und die Caryophyllen mit den Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctagineen *(Cyclospermae)*, geradezu in der Mehrzahl oder Hälfte ihrer Zugehörigen ohne Corolle; die Gründe, welche hier jedoch die apetalen Glieder mit den dichlamydeischen verbinden, sind anderweit so fester Natur, dass an ihrer Zusammengehörigkeit kaum Zweifel besteht; sie drückt sich in diesen Fällen in den Insertionen des Andröceums, im Bau des Kelches, im Bau des Gynäceums mit Samenknospe und Embryo deutlich genug aus und wird für die genannten Divisionen noch eingehender betrachtet werden. In vielen Fällen kann man sich auch leicht vorstellen, wie bei entomophilen Blumen durch Hineinlegen der anlockenden Organe in die Gesammtinflorescenz anstatt in die Einzelblüthe sogar der Kelch als überflüssig verschwinden konnte *(Euphorbia!)*, und ebenso aus anderen Gründen bei anemophil aus biologischen Gründen gewordenen Ordnungen. Man muss eben bedenken, dass der Mangel der Corolle sowohl von Alters her ererbt sein kann durch Abstammung von Stammgruppen, welche stets apetal geblüht und sich also vom ursprünglichen Typus der Dikotylen weniger weit in dieser einen Hinsicht entfernt haben, als auch in neuer und eigenartiger Fortentwicklung aus kronentragenden Blumen erst in jüngerer Zeit wieder erworben. Während die erste Form der Apetalie die »typische« ist und während ihre Ordnungen zu den Mono- und Achlamydeen des Systems gehören sollen, ist die zweite Form eine abgeleitete und kennzeichnet sich erstens durch ausgesprochene Verwandtschaft innigster Art mit kronentragenden Gruppen, und zweitens häufig noch durch neu erworbene, die Corolle physiologisch im Blüthenhaushalt ersetzende Merkmale, wie nectarabsondernde Drüsen, Bracteen von corollinischer Textur u. dergl.

So erklären sich die vielen vereinzelten Ausnahmen von Gattungen oder Tribus in sonst grosse Kronen tragenden Ordnungen, wie z. B. die Sanguisorbeen unter den Dryadinen, die Chrysosplenien unter den Saxifraginen, *Cephalotus* aus demselben Verwandtschaftskreise, manche Terebinthaceen etc. Diese einzelnen Fälle machen selbstverständlich das ganze Dikotylensystem unsicher, aber die Unsicherheit schwindet nicht, wenn man im Princip die typisch mono- und achlamydeische Reihe von Ordnungen aufhebt und sie zwischen die choripetalen Klassen vertheilt. Es scheint sogar, dass die allgemeine Unsicherheit dadurch noch zunimmt, die vereinzelten Schwierigkeiten aber für die Ordnungen selbst unverändert bleiben. Es scheint der natürlichen Methode geradezu zu widersprechen, wenn man die typischen Apetalen als gesonderte, tiefste Abtheilung der Dikotylen aufhebt, da sie allein mit den Gymnospermen noch in klar erkennbarer Blüthenorganisation zusammenhängen. Allerdings ist es eine ebenso schwierige als wichtige Aufgabe der höheren Systematik, die typischen Apetalen von den secundär entstandenen zu unterscheiden; erleichtert wird die Aufgabe vielfältig dadurch, dass die typischen Apetalen nicht nur sehr häufig diklin sind, sondern dass auch wiederum nicht selten die beiden Geschlechter in der Totalanlage von Blüthenstand und Blüthenhülle unter einander verschieden organisirt sind, ähnlich wie bei der Division *Diclines* unter den Monokotylen.

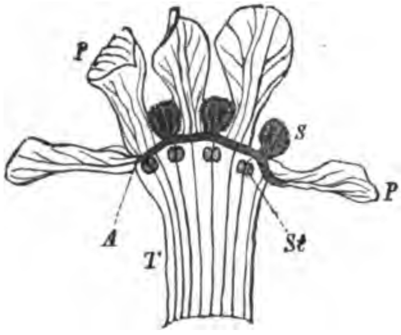
Dieses letztere Verhältniss ist von CARUEL in seiner neuen systematischen Anordnung[1]) der Dikotylen beleuchtet und mit Recht in eine hervorragende Stelle gebracht; doch zeigt sich sogleich auch hier wieder, dass jeder Begriff von wechselndem Werthe auftritt je nach der mit ihm verbundenen Vorstellung. Denn die von CARUEL als typisch »dimorph« (d. h. mit durchgreifender Verschiedenheit in beiden Geschlechtern ausgerüstet) bezeichneten Ordnungen *Dimorphantae* werden von anderen Autoren zum grossen Theile als abgeleitete Formen gleichmässig gebauter monokliner Blüthen betrachtet, wie z. B. auch nach der in dieser Abhandlung zu Grunde gelegten Systemanordnung, die Euphorbiaceen. Als unzweifelhaft dimorph erscheinen wohl nur solche Blüthen, welche von Anfang an durch ihr Hervorbrechen an ganz bestimmten Stellen aus besonderen Knospen, welche jedesmal nur ein Geschlecht normaler Weise bergen können, in einer für jedes Geschlecht eigenartigen Weise sich entwickeln müssen. Es scheint überhaupt für die Betrachtung der Geschlechtsvertheilung von grösserem Interesse, ob ein- und derselbe Blüthenstand beiderlei Geschlechter birgt oder nur je ein einziges, als ob die ganze Pflanze diöcisch oder monöcisch ist; es ist nur durch Anwendung des LINNÉ'ischen Sexualsystems die Aufmerksamkeit auf die letztgenannte Vertheilungsweise gelenkt und zunächst allein genügend formell durchgearbeitet. — Als derartig dimorphe Pflanzen mit nach Geschlechtern getrennt angelegten Blüthen kann man in erster Linie unsere Eichen und Wallnussbäume zu Rathe ziehen und die sich an sie anschliessenden Pflanzenklassen;[2]) so erscheinen bei *Juglans* die männlichen Kätzchen an vorjährigen Zweigen in deren oberen zur Blüthezeit entlaubten Blattachseln, während die weiblichen Blüthen in einer lockeren und endständigen Aehre am Gipfeltrieb des Jahres, an dem sie zur Frucht heranreifen sollen, auftreten. Wenn auch Unterschiede dieser Art nicht durch die Ordnungen scharf durchgehen, sondern gelegentlich selbst in derselben Art durch Einzelausnahmen getrübt werden, so stellen sie doch die tiefstliegenden Trennungen der beiden Geschlechter dar, da hier allein eine bestimmte morphologische Vorherbestimmung für die Geschlechter herrscht. Darum muss man wohl auf sie das grösste Gewicht legen und die verschiedenen Ausbildungsweisen männlicher und weiblicher Blüthen selbst, welche die verschiedenen Funktionen der Staub- und Fruchtblätter immer mit sich bringen, für geringer an Bedeutung und nicht den uralten diklinen Typus anzeigend betrachten. Dagegen sind die oben bezeichneten dimorph-diklinen Blüthen zugleich immer ohne Blumenkrone und gelten daher auch hier als der Grundstock der »typischen Apetalen,« welcher von den höheren, jüngeren, blumenkrontragenden Ordnungsgruppen getrennt zu halten ist. An diesen Grundstock werden sich dann naturgemäss andere apetale Ordnungen anzuschliessen haben, welche mit den dimorph-diklinen in höherem Grade verwandt als mit blumenkrontragenden erscheinen; dagegen müssen unter die letzteren solche Ordnungsgruppen eingereiht werden, welche offenbar (durch einzelne corollentragende Formen bewiesen) von ihnen abgeleiteten Ursprung haben oder mit diesen Verwandtschaftsgruppen im innigen Zusammenhange stehen. So schwer es oft im einzelnen sein mag, dies zu beweisen, so muss es doch als Eintheilungsprincip für die Dikotylen geltend bleiben, und es sind daher — da auch diese Sorte von apetalen Ordnungen grösstentheils eigene Entwicklungskreise ausfüllt — zwischen die wirklich dichlamydeischen Divisionen A, B, C, D, F, J und K einzelne ganz oder zum Theil monochlamydeische eingereiht, nämlich zunächst die Division E *(Calyciflorae apetalae)*, und dann die Divisionen G und H *(Disciflorae diclini-apetalae* und *Cyclospermae)*, von denen die grössere oder kleinere Hälfte der zugerechneten Formen monochlamydeisch, die andere im innigsten Zusammenhange mit ihr stehende Hälfte aber wiederum richtig dichlamydeisch ist. Soll man für diese Divisionen ein hervorstechendes Merkmal angeben, so ist es eben dieses, dass sich in ihnen Formen durch innige Verwandtschaftsbande zusammengehalten vorfinden, deren morphologischer Charakter sich aus verschiedenen sonst für die Eintheilung der Dikotylen in erster Linie maassgebenden Stücken mischt; dazu haben sie dann irgend welche andere Gemeinsamkeit zum Ausdruck gebracht, gewöhnlich einen bestimmten Samenbau oder dergl., was in den anderen Hauptgruppen der Dikotylen nicht Charakter ersten Grades zu sein pflegt.

---

[1]) Pensées sur la taxinomie botanique, in ENGLER's botan. Jahrbüchern, Bd. IV und V.

[2]) Vergleiche EICHLER, Blüthendiagramme. Bd. II., Cupuliferae u. Juglandeen, pag. 20 bis 40, besonders Fig. 12.

Die Frage nach dem phylogenetischen Range des »Perigons« in den monochlamydeischen Blüthen erscheint nicht allein vom morphologischen, sondern ebenso vom systematischen Standpunkte aus höchst interessant, leider aber, da die Entwicklungsgeschichte so wenig Aufschlüsse darüber geben zu können scheint und wir mehr auf vergleichende Abschätzung angewiesen sind, einstweilen noch recht schwer zu beantworten. Unzweifelhaft ist das Perigon in der Mehrzahl der Fälle vom einfachen Kelchcharakter der dichlamydeischen Blüthen. Dass aber hinwiederum nicht jedes einfache Perianth ein Hochblatt-Kelch zu sein braucht, habe ich oben an einer, allerdings im Typus zu den Dichlamydeen gehörenden Ordnung, den Ranunculaceen (s. pag. 247—249) zu zeigen mich bemüht. Einige andere hierher gehörige Fragen mögen kurz berührt werden: Es ist oben (Fig. 21 II auf pag. 318) die Perigonblüthe von *Mirabilis* abgebildet und absichtlich neben eine echt dichlamydeische Blüthe einer gamopetalen Dikotyle gestellt worden, auch die Erklärung hinzugefügt, weshalb die fünf das Perigon einschliessenden grünen Blätter nicht im morphologischen Range eines Kelches stehen, sondern nur eine Hochblatthülle darstellen. Zugleich zeigt das Perigon selbst aber alle Eigenschaften gewöhnlicher gamopetaler Corollen in Entwicklungsweise und Textur. Mag man nun von der phylogenetischen Herausbildung der gamopetalen Corollen eine Anschauung haben, welche man will, es liegt an sich nichts Bekanntes gegen die Annahme vor, dass das Perigon von *Mirabilis* denselben Entwicklungsgang durchlaufen sei. Dies zugegeben könnte man dann Neigung haben, das »Perigon« der Thymelaeaceen, also z. B. von unseren bekannten *Daphne*-Arten oder der in botanischen Gärten vielfach cultivirten *Pimelea*, aus gleichen Gründen für eine Corolle zu erklären, obgleich nicht wie bei *Mirabilis* irgend eine sichere Andeutung von kelchartigen Hochblättern sich unter dem Perigon befindet; da aber z. B. bei *Daphne* in dem Perigonrohre P(4) ein doppelter Andröceal-Cyklus A 4 + 4 fest wie bei gamopetalen Blüthen aus der Diospyroiden-Gruppe eingewachsen ist, das Perigon auch in den Eigenschaften der Textur und des süssen, Insecten anlockenden Geruches corollinisch ist, so würde man danach Neigung haben, diese Pflanzen als kelchlose Gamopetalen anzusehen. Aber es sind thatsächlich einige Thymelaeaceen (Arten von *Gnidia*) mit 4 auf dem Kelchrohre stehenden Petalen und dann erst folgenden zwei Staminal-Cyklen bekannt geworden, auf die hin man (wenigstens bis zum Beweise einer anderen Deutung) gezwungen ist, das Perigon dieser Ordnung mit den Calycifloren zu vergleichen, welche auf langem Kelchrohr die oft verschwindend kleinen Blumenblätter tragen und ebenfalls die Staminen in diesem Kelchrohre selbst angewachsen enthalten. So ist es schon in den bekannten *Fuchsia*-Blüthen zu sehen, wo der Kelch selbst auch die corollinische Färbung besitzt; doch sind dort immer noch die Staminen zusammen mit den Petalen auf dem Kelchrande eingefügt; dagegen zeigt die nebenstehende Figur von einer anderen Calyciflore die Insertion der Staminen unterhalb des Kelchrandes in dessen Rohre, ohne dass sie aus diesem herausragen, und mit dieser eigenthümlichen Bildung müsste demnach das Perigon von *Daphne* verglichen werden. Danach muss dann natürlich auch die systematische Stellung der ganzen Gruppe angeordnet werden, und so bilden die Thymelaeaceen eine den dichlamydeischen Calycifloren anhängende apetale Gruppe.



(B. 523.) Fig. 25.

Aufgeschnittene Blüthe (ohne Gynäceum) von *Olinia capensis*. T Kelchrohr, P die vier auf seinem Rande stehenden Corollenblätter, A der Insertionsring, St die 4 Staminen mit über ihnen stehenden Schuppen S.

Es geht aus solchen Erörterungen hervor, dass das natürliche System lebensfrisch aufgefasst und als dem jeweiligen Standpunkte der Kenntnisse entsprechend wandelbar in seinen Zusammenstellungen betrachtet werden muss; die Gruppencharaktere sind derartig, dass sie oft an der einzelnen Pflanze oder Gattung, in deren ganzem Entwicklungsgange überhaupt nicht beobachtet werden können, sondern aus ihren Verwandtschaften zu schliessen sind. Es kann daher die natürliche Methode, wie sie langsam sich wissenschaftlich entwickelt, auch nur schrittweise an den einzelnen Naturobjecten erkannt werden. Da noch immer, von der Linné'ischen Zeit her, an die organischen Systeme die Forderungen der klaren Durchsichtigkeit zum Zwecke des diagnostischen Verfahrens gestellt werden, so ist es nöthig, in den für die wissenschaftliche Praxis sorgenden Floren die theoretisch abgeleiteten Principe des natürlichen Systems in eine einfache Empirie zu verwandeln, was gewöhnlich mit den in solchen Büchern vorangestellten »Bestimmungsschlüsseln der Ordnungen und Gattungen »bezweckt« wird. Diese Zwecke dürfen aber das Arbeiten am natürlichen System selbst nicht beeinflussen.

Als in den ersten Decennien unseres Jahrhunderts die natürliche Methode sich mächtig zu entwickeln begann, fand besonders die systematische Anordnung des älteren und jüngeren DE CANDOLLE's Anklang, welche ein in den meisten Fällen ziemlich genügendes Aneinanderreihen der Ordnungen nach natürlicher Verwandtschaft gestattete und dabei doch eine einfache, ziemlich schematisch durchführbare Eintheilung in 4 Hauptgruppen aufwies, sodass in den meisten Fällen jeder Ordnung ein sicherer Platz in einer derselben angewiesen werden konnte. Es wurde dabei zunächst Rücksicht auf das Vorhandensein eines doppelten oder einfachen Perianths — aber mit dem Versuch einer starren Consequenz — genommen; dann wurde zwar der Charakter der gamopetalen oder choripetalen Corolle nicht zum zweiten Eintheilungsprincip für die Blüthen mit doppeltem Perianth gewählt, doch durch ein geschicktes Eintheilen nach der Staminalinsertion bewirkt, dass in Wirklichkeit alle gamopetalen Ordnungen zusammenstanden, und also auch, wenn man wollte, als gemeinsame Gruppe bezeichnet werden konnten. Diese vier grossen Haufen sind folgende:

1. *Thalamiflorae* oder *Thalamanthae.*[1] Kelchblätter und (choripetale) Corolle ebenso wie Staminen und Ovarien auf dem Torus eingefügt: unter einander frei.

2. *Calyciflorae* oder *Calycanthae.* Kelchblätter verwachsen (gamosepal); der Torus den zusammenhängenden Grund des Kelches auskleidend. Corolle (choripetal oder gamopetal) und Staminen zusammen perigynisch auf dem Kelchrande eingefügt. Germen ober- oder unterständig.

In dieser zweiten Abtheilung schliessen sich zunächst choripetale Ordnungen an die erste an, dann folgen diejenigen gamopetalen Ordnungen, welche entweder ein unterständiges Germen und auf diesem die Corolle nebst den Staminen tragen (Compositen und Verw.), oder ein oberständiges Germen und Staminen perigyn frei von der Corolle (Ericaceen). In dieser Zusammenstellung liegen neben einigen Natürlichkeiten, besonders hinsichtlich des Anschlusses von Umbelliferen an die Caprifoliaceen, manche Unnatürlichkeiten; letztere haben bewirkt, dass auch die dem DE CANDOLLE'schen System gegenwärtig folgenden Botaniker es dennoch vorziehen, in diese Calycifloren je nach chori- oder gamopetaler Corolle eine Hauptheilung hineinzulegen.

3. *Corolliflorae.* Kelchblätter verwachsen, aber (fast ausnahmslos) vom Germen frei. Corolle gamopetal. Staminen in der Corolle eingefügt (epipetal!)

Dies ist die andere Hälfte der gamopetalen Ordnungen, in welcher die Staminen immer epipetal, und das Germen immer oberständig ist.

4. *Monochlamydeae.* Perianth einfach: Perigonblüthen; oder Perianth fehlend.

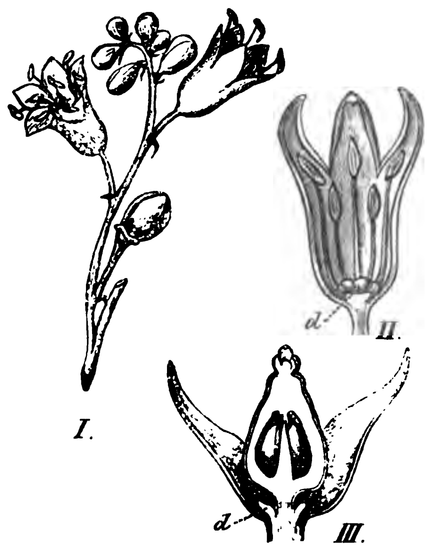
Diese Anordnung, welche wie gesagt die Durchführung natürlicher Principien ziemlich gut mit praktischer Durchsichtigkeit und Einfachheit verbindet, hat sich sehr viele Freunde erworben, ist im Princip noch jüngst von BENTHAM und HOOKER in den *Genera plantarum* befolgt, wie sie früher in MEISNER's *Plantarum vascularium genera* befolgt war, und steckt in der Mehrzahl der Florenwerke Deutschlands, Englands, Frankreichs, des Orients, Russlands mit Sibirien, Nord-Amerikas und in den englischen exotischen Floren Afrika's, Indiens, Australiens. Sie hat also gegenwärtig die umfänglichste Litteratur für sich.

Dennoch ist dies insofern mit einem gewissen Unrecht der Fall, als die Ausführung des originalen JUSSIEU'schen Systems, in einer Reihe höchst werthvoller Werke weitergeführt, der natürlichen Methode weit mehr entsprochen und sich von dem diagnostischen Bestimmungswesen des LINNÉ'schen Sexualsystems am weitesten auf wissenschaftlichem Wege entfernt hat. Um dies zu beweisen, bedarf es nur der Schilderung zweier natürlicher Gruppen, welche, wenn sie im System entsprechende Berücksichtigung finden sollen, die DE CANDOLLE'sche Anordnung brechen; es sind dies die Gruppen der *Tricoccae* und *Caryophyllinae*.

---

[1] Die letztere Bezeichnungsweise ist in A. DE CANDOLLE's »Anleitung zum Studium der Botanik,« übersetzt v. A. v. BUNGE, 2. Aufl. 1844, gebraucht.

Die Tricoccae. — Dieser Verwandtschaftskreis gruppirt sich um die Euphorbiaceen im weiteren Sinne, also mit Einschluss der oft als eigene Ordnung angesehenen Buxaceen; ausserdem darf man noch die Stackhousiaceen zu ihm zählen, und vielleicht die kleine Ordnung der im Habitus so sehr an die Ericaceen erinnernden Empetraceen. Die Hauptordnung, die der Euphorbiaceen, ist eine sehr natürliche und in ihrer Zusammengehörigkeit seit dem Erstehen der *Ordines naturales* niemals angezweifelte; der den meisten eigenthümliche scharfe Milchsaft, ja sogar ein besonderer Glanz und eine besondere saftige Weichheit der Blätter lässt sie auch vegetativ leicht erkennen, so wie der im Namen sich ausdrückende Fruchtcharakter die systematische Einheit festigt. Der ältere JUSSIEU machte aus der Mehrzahl der wichtigen und grossen Gattungen die »*Euphorbiae*« als erste Ordnung seiner »*Dicotyledones apetalae*« und rechtfertigte diese Stellung durch den Charakter: *Corolla nulla, sed interdum squamae aut divisurae calycinae interiores petaloideae*. Nun ist zwar die Mehrzahl der mit einem gut ausgeprägten Perianth versehenen Euphorbiaceen nach dem Typus der nebenstehend abgebildeten Gattung *Manihot* gebaut (s. Fig. 26), also monochlamydeisch diklin, die Staminen central in der männlichen Blüthe oder um eine drüsige Scheibe stehend; aber es giebt auch nicht wenige Gattungen (z. B. schon sogleich die mit *Manihot* nahe verwandte Gattung *Jatropha*, ferner z. B. die Gattungen *Bridelia*, *Ricinocarpus*, *Wielandia)*, welche in dem verwachsenen und meist fünfgliedrigen Kelche ausserhalb eines grossen Discus 5 freie Blumenblätter tragen und also völlig normal dichlamydeisch gebaut sind. Von ihnen zeigt Figur 19 auf pag. 314 ein Diagramm, welches dort als Beispiel für eine normale, aus 4 isomeren Cyklen in Alternanz aufgebaute Blüthe gebraucht war. Allerdings pflegt bei den Euphorbiaceen selbst die Trennung der Geschlechter, welche (wie wir vorhin sahen) so oft die mangelhafte Ausbildung des Perianths begleitet, in der Mehrzahl der Fälle streng innegehalten zu werden; aber bei den Stackhousiaceen sind die Blüthen monoklin und die auf dem Kelchrande inserirten Blumenblätter verwachsen mit ihrem Basaltheil in einen Tubus, so dass diese verwandte Ordnung sogar gamopetale Corollen aufweist. Dieses und die übrigen Verwandtschaftszeichen weisen den Euphorbiaceen und Stackhousiaceen einen Platz neben den Celastraceen und Verwandten an, von denen z. B. die Ilicineen auch nicht selten



(B. 524.) Fig. 26.

I. Zweig mit männlichen Blüthen von *Manihot salicifolia* (nach POHL). II. eine einzelne männliche Blüthe von *Manihot grandiflora* im Längsschnitt; III. weibliche Blüthe derselben: d der hypogyne Discus; (nach der *Flora brasiliensis*).

gamopetale Corollen besitzen, und welche alle einer zwischen den Thalamifloren und Calycifloren DE CANDOLLE's stehenden Gruppe der Discifloren angehören, benannt nach dem Blüthendiscus.

Neben diesen hochentwickelten Euphorbiaceen haben wir aber in derselben Ordnung auch sehr einfach gebaute Blüthen, deren zwei die nebenstehende Fig. 27 veranschaulicht: ein fünfblättriger Kelch umschliesst bei Ricinus einen grossen Haufen von reich verzweigten Staminen, welche ohne Discusbildung, ohne Verwachsungen und ohne sonstige Anzeichen eucyklischer Organisation das Centrum der Blüthe einnehmen; bei *Mercurialis* ist das Perigon nur dreiblättrig, die zahlreichen Staminen ganz einfach in den männlichen Blüthen, während die weiblichen (mit 2 verwachsenen Ovarien statt der üblichen Dreizahl der Euphorbiaceen) durch zwei mit den Ovarien alternirende Staminodien eine eingetretene Reduction aus monoklinen Blüthen anzuzeigen scheinen. Hier haben wir also wirklich recht einfach gebaute Blüthen vor uns, die unter allen Monochlamydeen vielleicht am ehesten und allein noch mit den Urticaceen verglichen werden könnten, von denen sie aber durch den Fruchtbau so hinlänglich geschieden sind, dass man höchstens von einer theilweisen Analogie des Diagramms sprechen dürfte.

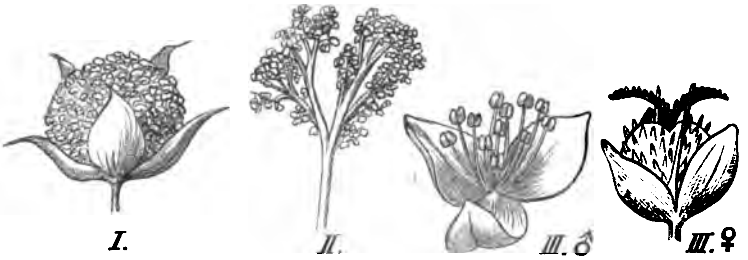


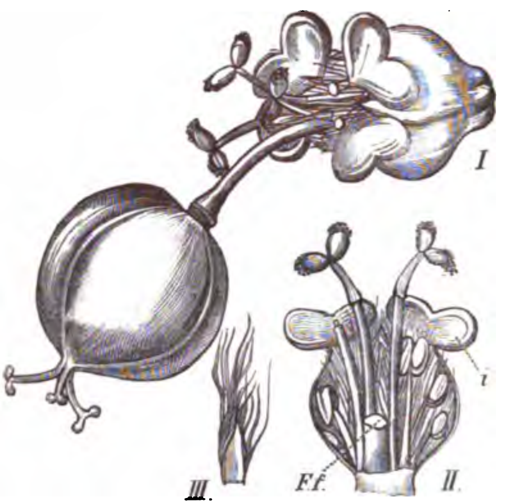
Fig. 27. (B. 525.)

I. Männliche Blüthe von *Ricinus communis*, geöffnet; II. einzelnes reichverzweigtes Stamen aus derselben. — III. Blüthen von *Mercurialis perennis,* links männlich, rechts weiblich (3 Perigonblättter und 2 Staminodien).

Eine noch grössere scheinbare Vereinfachung des Blüthenbaues, welche aber in Wirklichkeit gleichzeitig mit Entwicklungsverhältnissen hoher Organisation verbunden ist, finden wir bei *Euphorbia* selbst (s. Fig. 28). Auf den ersten Blick betrachtet scheint auch hier ein aus 4 oder 5 verwachsenen Blättern bestehendes Perigon vorhanden zu sein, in dessen Grunde zahlreiche Staminen um ein auf langem Stiel emporgetragenes Gynäceum stehen. Diese ältere, so zu sagen empirische Auffassung, welche gegenwärtig nur noch von wenig Seiten gestützt zu werden versucht wird[1]), ist durch R. BROWN's unzweifelhaft richtige Deutung ersetzt, nach welcher die scheinbare »Blüthe« von *Euphorbia* eine Inflorescenz nackter Blüthen in einer aus Hochblättern verwachsenen becherförmigen Hülle darstellt; in den Winkeln dieser einzelnen Involucralblätter des »Cyathiums« befinden sich wickelförmig angeordnete männliche Blüthen, jede aus nur einem einzigen terminal aufgerichteten Stamen auf dem davon scharf abgegliederten Blüthenstiel bestehend, nach dem Verblühen diesen Stiel noch kurze Zeit zurücklassend, und selbst am Grunde des Stieles durch ein zartes, gewimpertes Blättchen (Fig. 28, III) gestützt (ausgenommen die erste Blüthe jedes in den Achseln der Involucralblätter i stehenden Wickels); damit hängt dann auch das successive Aufblühen der Staminen in der durch die Wickelanordnung vorgeschriebenen Reihenfolge zusammen. Das lang gestielte Gynäceum stellt demnach die centrale weibliche Blüthe vor; an der durch einen Ring unter den Ovarien scharf abgesetzten Stelle ist das hier nicht ausgebildete Perianth zu ergänzen, welches bei verwandten Gattungen wirklich vorhanden ist. — Alles deutet darauf hin, dass diese so »einfach« sich darstellenden Blüthen das Produkt einer Vervollkommnung durch Reduction stärker ausgegliederter Blüthen sind, welche sich zu einem Blüthenstande vereinigt haben und durch dessen Hochblätter wie durch ein eigenes Perianth geschützt werden; man hat nur nöthig, andere Tribus der Euphorbiaceen, die Dalechampieen und Hippomaneen zu vergleichen, um diesen Eindruck zu gewinnen. — Pflanzen dieser Art aber finden unter der monochlamydeischen Reihe, sofern wir dieselbe als ursprüngliche einfache Blüthenbildungen auffassen wollen, nicht ihren rechten Platz; ja, wenn man sie dorthin bringt, zerstören sie durch ihre thatsächlichen Beziehungen zu den Choripetalen auch für die Praxis des Systems jene übersichtliche Einfachheit, durch welche sich die de Candolle'sche Anordnung auf den ersten Blick so vortheilhaft auszeichnet. — Es giebt noch eine zweite Gruppe Choripetalen, welche mit den Euphorbiaceen selbst verwandt sind und ebenso wie diese zur Diklinie der Blüthen und Unterdrückung der Corolle hinneigen, während ihre Verwandten monokline dichlamydeische Blumen tragen, nämlich die Anacardiaceen. Diese letztere Ordnung aber und ihre Verwandten unterdrücken zwar in der Regel eins der Geschlechter, aber nur ausnahmsweise die Corolle, und sie stehen in so inniger Beziehung zu den Rutaceen, dass sie von diesen als Klasse nur künstlich geschieden werden könnten. Sie bilden daher in der Klasse *Terebinthinae* eine gewisse, zu den Diklin-apetalen überleitende Ausnahme, während die *Tricoccae* selbst in neuer systematischer Abgrenzung die den choripetalen Discifloren anzuschliessende Gruppe der *Disciflorae diclini-apetalae* als Hauptordnung ausfüllen.

---

[1]) Siehe EICHLER, Blüthendiagramme, Bd. II pag. 386.



(B. 526.) Fig. 28.
Euphorbia Pithyusa (nach einer Handzeichnung der Dresdner botanischen Bibliothek). I. Ganze Inflorescenz, drei männl. Blüthen entwickelt, in der Mitte die weibl. Blüthe weit herausgebogen; II. Längsschnitt durch den Becher, eine abgeblühte, zwei blühende und mehrere in der Entwicklung begriffene männl. Blüthen zeigend; F. f. der Stiel der abgeschnittenen weiblichen Blüthe, i eine Schuppe des Hochblatt-Involucrums. III. ein schuppiges Deckblatt einer einzelnen männl. Blüthe.

Die Caryophyllinae. — Durch Bartling[1]) ist vor 60 Jahren der Zusammenhang inniger verwandtschaftlicher Natur auseinandergesetzt, welcher die Nelken und ihre Verwandten, die von Jussieu als *Caryophylleae* bezeichnete Ordnung, unter zahlreichen Uebergängen mit Melden und anderen, höchst unscheinbar blühenden Gewächsen verknüpft, und dieser Gruppe wurde damals der Name *Caryophyllinae* gegeben. Die Gründe dafür sind gleichzeitig so klar und richtig angegeben, bei späteren Untersuchungen hat sich in den Besonderheiten der centralen Placentation und des campylotropen Baues der Samenknospen mit der dadurch bedingten ringförmigen Gestalt des Embryos so viel Uebereinstimmendes ergeben, dass man die Hauptpunkte jener älteren Abhandlung nur zu wiederholen braucht, um zu zeigen, dass in gewissen Fällen die monochlamydeische Gruppe anders geordnet werden muss; denn es mischen sich in den Caryophyllinen Ordnungen mit und ohne Corolle, und ebenso solche mit perigyner und hypogyner Insertion des Andröceums, was diejenigen, welche das Jussieu'sche System weiter auszubauen bemüht gewesen sind[1], nicht gehindert hat, die Caryophyllinen als eine besondere Einheit anzuerkennen.

---

[1]) Beiträge zur Botanik v. Bartling und Wendland; Heft II (1825) pag. 135.

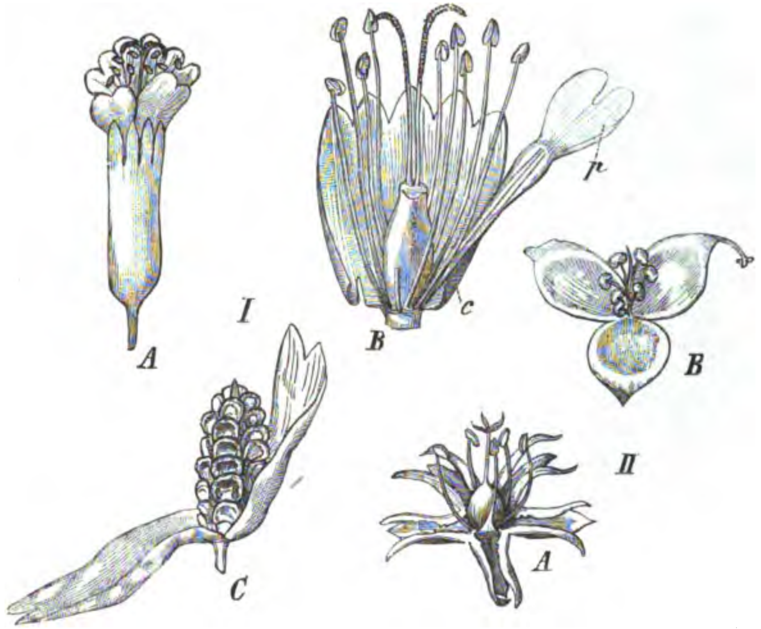


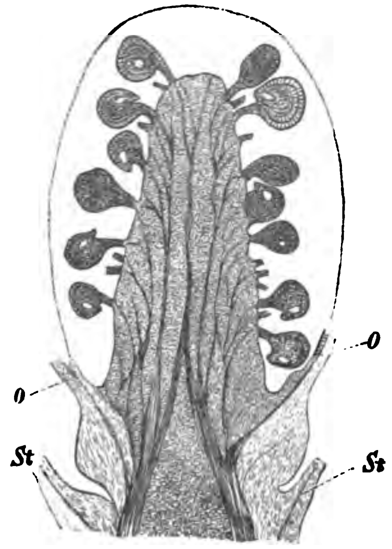
Fig. 29. (B. 527.)

I. Analyse von *Saponaria depressa:* A Blüthe von der Seite, der Kelch hoch verwachsen, die Corolle unten von ihm umschlossen; B dieselbe aufgeschnitten und alle Petalen bis auf eins (p) entfernt; c der Kelch; von den 10 hypogynen Staminen A 5 + 5 ein vorderes abgeschnitten; C aufgesprungene Kapsel mit freier Centralplacenta (Trophospermium), die Oberfläche dicht mit rundlich-flachen Samen bedeckt. — II. A Blüthe von *Drymaria gracilis* mit gespaltenen schmaleren Petalen und 5 hypogynen Staminen A 5; B. von derselben die aufgesprungene dreiklappige Kapsel mit central an langen Nabelsträngen befestigten Samen.

Die Hauptordnung *Caryophylleae* Juss., welche den hier ausgesprochenen Nomenclaturregeln zu Folge Dianthaceen genannt werden mag, besteht aus den drei Tribus Sileneen, Alsineen und Polycarpeen, deren Analysen in Fig. 29 und 30 durch drei Blüthen (davon eine: *Drymaria*, eine Polycarpee) dargestellt sind. Der hochverwachsene Kelch, auch in der Regel ein dicyklisches Andröceum, zeichnet die Sileneen aus, der getrennte Kelch und ein di- oder monocyklisches Andröceum die Alsineen; die Insertion ist hypogyn, allerdings mit dem Zusatz, dass die Alsineen einen hypogynen, oder indem er in Verwachsung mit dem Kelche tritt, vielmehr einen perigynen Ring[1]) besitzen, aus welchem vor jedem Sepalum sich eine gefärbte glänzende Drüse erhebt, die ein Filament trägt. Die freie Centralplacenta ist besonders bei den Sileneen gross und stark entwickelt (Fig. 30), sehr samenreich, und aus den campylotropen Samenknospen entwickeln sich zu Ringen, Spiralen, Hufeisenformen eingerollte Embryonen, die ein mehliges Perisperm einzuschliessen pflegen. — Die Tribus der Sileneen selbst zeigt keine besonders nahen Verwandtschaften als eben zu ihren Ordnungsgenossen, den Alsineen, mit denen sie durch Uebergänge zusammenhängt; die Alsineen aber stehen in inniger Beziehung zu einer Reihe von anderen Ordnungen, die dadurch mit den eigentlichen Nelken verknüpft werden.

---

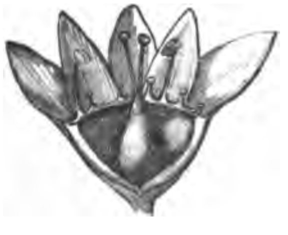
[1] z. B. Endlicher, Brongniart, A. Braun, Decaisne, Eichler u. A.



(B. 528.) Fig. 30.

Längsschnitt durch die Centralplacenta mit campylotropen Samenknospen von *Agrostemma;* O die abgeschnittenen Ovarien-Wände; St. zwei abgeschnittene Staminen. (10:1 vergrössert.)

So eröffnet schon Jussieu selbst[2]) seine Ordnung mit der Gattung *Ortegia*, welche mit anderen Gattungen von perigyner Insertion (nach der beistehenden, von anderen Beschreibungen abweichenden Analyse zu urtheilen, s. Fig. 31) verbunden sich an die Calycifloren der Dikotylen anschliesst, aber dabei den Bau der Centralplacenta und Samenknospen ebenso wie den der Vegetationsorgane und cymösen Inflorescenz beibehält. Schon frühzeitig fand man, dass die Jussieu'sche Ordnung der Portulaceen, ebenso die der Amaranthen, nach allen Principien der natürlichen Systematik an die Caryophyllen anzuschliessen sei, da sie in allen wesentlichen Punkten die grösste Uebereinstimmung mit diesen zeigte (immer wieder vermittelt und erklärt durch die Alsineen und Polycarpeen), nur nicht in den Punkten der Insertion und des Vorhandenseins von Blumenblättern. Diese Punkte sind ja sonst allerdings von sehr grosser Constanz und daher meistens von entscheidender Bedeutung; aber die Insertion sieht man in derselben, durch die natürlichste Verkettung zusammengehaltenen Ordnung zwischen hypogyn (ohne oder mit Discus) und perigyn wechseln, und den Charakter des dichlamydeischen und monochlamydeischen Perianths sieht man zuweilen bei verschiedenen Individuen derselben Art wechseln, indem die Petalen bald als sehr kleine, staminodienartige Börstchen in richtiger Zahl und Stellung vorhanden sind, bald aber ganz fehlen (Fig. 31). Es bewahrheitet sich also auch hier wieder der sonst bei der systematischen Zusammenfügung kleinerer Gruppen



(B. 529.) Fig. 31.

Blüthe von *Ortegia hispanica* aufgeschnitten, auf dem Kelchrande fruchtbare Staminen neben Staminodien. (Nach einer Handzeichnung der botan. Bibliothek in Dresden von einem Gartenexemplar.)

---

[1]) Vergl. Bartling a. a. O., pag. 186.

[2]) *Genera Plantarum*, Edit. Usteri 1791, pag. 332.

gefundene Grundsatz, dass Charaktere von grosser Constanz in manchen Ordnungen schwankend werden und dort nur für Unterabtheilungen entscheidende Bedeutung haben (s. oben, pag. 274). —

Bei den Portulaceen (oder nach Ausschluss von *Portulaca* selbst: Aizoaceen) freilich stossen wir schon wieder auf andere Blüthenorganisationen, welche, wenn sie unvermittelt daständen, kaum an den regelmässigen Nelkentypus anzuschliessen sein würden. Eine solche abweichende Blüthe nach der Formel: $K(2)\ \underbrace{C(5)\ A \parallel 5}\ G(\underline{3})$ stellt Fig. 32 in *Claytonia* dar. Wir haben hier also zunächst Anisomerie in Kelch und Corolle, dann eine basilare Verwachsung der Corolle unter den Petalen selbst und mit dem Andröceum, dessen einzelne Glieder der Mitte jedes Petals gegenüberstehen (!), und nur das Gynäceum mit seinen drei campylotropen Samenknospen und der daraus hervorgehenden Fruchtkapsel macht sogleich den Caryophylleen-Eindruck und erinnert z. B. an die in Fig. 29, B mitgetheilte Analyse. Wäre dies nicht der Fall, so würde hier die Blüthenbildung abgesehen von dem zweigliedrigen Kelche viel eher an Primulaceen heranstreifen, deren Petalen nicht selten auch nur schwach an der Basis verwachsen und die Staminen auf ihrer Mitte tragen, zugleich auch centrale Placentation besitzen aber allerdings mit anderen Samen. Eine continuirliche Reihe von direkt verwandtschaftlich zusammenhängenden Formen, welche hier einzeln aufzuführen der Raum verbietet, bringen aber trotzdem auch diese Aizoaceen an die vorher genannten Ordnungen heran, und durch sie ist es nun wieder nur noch ein weiterer Schritt zu den Salsolaceen.

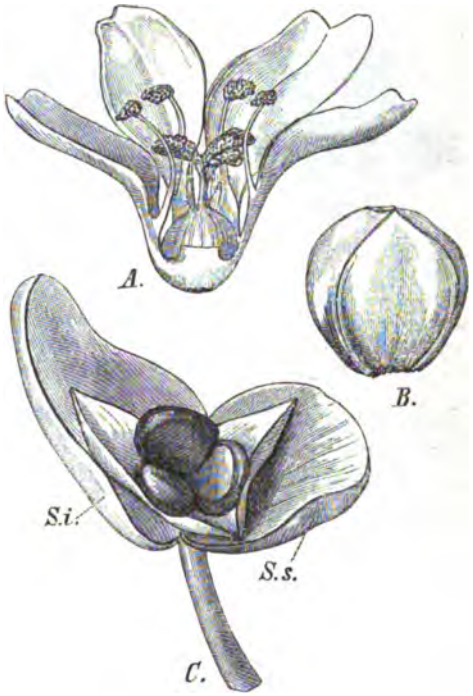


Fig. 32. (B. 530.)

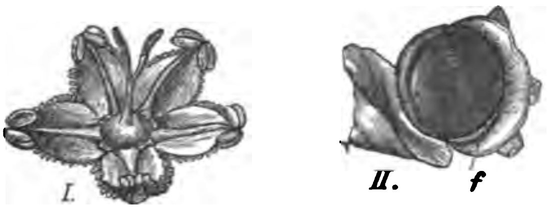
Analyse von *Claytonia perfoliata*: A. die an der Basis gamopetale Corolle mit den auf ihr inserirten Staminen (»*Stamina epipetala opposita*«) und dem Gynäceum; ein Petal vorn abgeschnitten; B. dreieckige Kapsel; C. dieselbe aufgesprungen mit den 3 central im Grunde sitzenden Samen, deren ringförmiger Embryo am Rande sich abhebt, S. i. das untere und S. s. das obere Kelchblatt.

Den Anschluss dieser, der durch die Amarantaceen-Alsineen schon lange als festbegründet galt, kann man für unsere Darstellung am bequemsten durch die Baselleen erklären, welche früher entweder als eigene Ordnung aufgefasst oder zu den Salsolaceen gebracht wurden, welche aber Eichler[1]) mit gutem Grunde als Unterordnung der Aizoaceen ansieht. Sie theilen nämlich das Diagramm dieser Ordnung, aber im Grunde des Germens ist nur eine einzige campylotrope Samenknospe, und die Corolle hat kelchartige Textur.

Da wir nun das Fehlen der Corolle, also das Auftreten ächt monochlamydeischer Blüthen mit morphologischem Range des Perianths als Kelch bei den Paronychiaceen, zumal ihrer Tribus Sclerantheen u. a. ebenfalls bemerken, so gelangen wir ohne Sprung zu den Salsolaceen (synonym mit Chenopodiaceen), deren Analyse Fig. 33 darstellt: ein verwachsenes Perigon (K 5), ein perigyner Ring mit 5 den Sepalen gegenüberstehenden Staminen, ein zartes, dünnhäutig-einfächeriges und nur **eine** im Grunde befestigte Samenknospe vom gewöhnlichen campylotropen Bau bergendes Germen mit einem in 2 Stigmen gespaltenen Stylus findet man bei den am vollständigsten entwickelten Gliedern dieser Ordnung; bei anderen sinkt das Perianth auf 3, 2, ja ein einziges Sepalum herab, die Staminen werden reducirt und statt beider Geschlechtsfunctionen tritt Diklinie in die Blüthen ein. So finden wir bei den Salsolaceen höchst einfach gebaute, monochlamydeische und zugleich dikline Blüthen, welche für sich allein betrachtet, kaum anders als mit Polygoneen, Urticeen verglichen werden könnten, so aber in natürlicher Stufenleiter mit den Diantheen zusammenhängen.

---

[1]) Blüthendiagramme, Bd. II, pag. 128.



(B. 581.) Fig. 33.

I. Blüthe von *Chenopodium ficifolium*. II. Aufgesprungene einsamige Schlauchfrucht von *Acroglochin chenopodioides;* der lange Funiculus (f) trägt den Samen, dessen ringförmiger Embryo am Rande durchschimmert.

Um das Maass der Abweichungen voll zu machen, kommen nun auch zum Anschluss an alle diese Ordnungen, ausser den von den Salsolaceen nur sehr wenig verschiedenen Amarantaceen, die Phytolacceen mit schwankender und bis zu grosser Menge heranwachsender Staminalzahl, in deren Blüthenbau Eichler[1]) einen besonders deutlichen Anschluss von Apetalen zu Corollaten sieht, und ausserdem die Nyctagineen, deren merkwürdiges Perianth oben (pag. 319 mit Fig. 21, II) ausführlicher besprochen wurde. In dem corollenartigen Rohre des Perianths von ***Mirabilis*** alterniren die Staminen mit den 5 Zipfeln, sonst liesse sich die Blüthe der Portulaceen am besten damit vergleichen. Auch so lässt sich behaupten, dass die Nyctagineen nicht mehr sehr gut in den Rahmen der übrigen Caryophyllinen hineinpassen und wohl nur desshalb dort am besten stehen, weil man keine nähere Verwandtschaft für sie aufgefunden hat. Bei anderen Ordnungen, die man wohl auch des analogen Samenbaues wegen zu den Caryophyllinen hat bringen wollen, wie z. B. bei den Cacteen nach Brongniart, liegen keine zwingenden Gründe dazu vor, sondern für sie sind andere Anschlüsse natürlicher.

Mit dieser Erweiterung um einen Theil der Portulaceen, Phytolacceen und auch Nyctagineen steht heute die Gruppe der Caryophyllinen als eine nothwendige systematische Einheit da, wie sie von Bartling gekennzeichnet wurde: »So schliesst sich denn mit den Chenopodieen eine Reihe von dikotyledonischen Familien, deren niedrigste Stufe wir in den fleischigen, blattlosen mit einer höchst einfachen Blüthen- und Fruchtbildung versehenen Salicornien zu erblicken glauben, deren höchste Ausbildung aber in den prachtvollen Dianthen und Lychnisarten nicht leicht verkannt werden mag.«

»Es scheint nicht unzweckmässig, diese Reihe nahverwandter Familien als eine Klasse anzusetzen, der man, wie ich glaube, am füglichsten den Namen *Caryophyllinae* beilegen kann . . . .; sie gränzt zunächst an die Polygoneen, an die Portulaceen, und an die Salicarien.« Es ist also wiederum hier eine grosse Gruppe von Gewächsen, an die bei einer primären Eintheilung der Dikotylen wohl gedacht werden muss, welche mit grosser Constanz im Ovar- und Samenbau eine ebenso grosse Freiheit in der Ausbildung des Perianths und in den Insertionen verbindet, und welche daher nach eigenen Principien gehandhabt sein will. In der Divisionseintheilung ist sie daher als eigene Division, unbekümmert um die Perianthbildungen ihrer Verwandten, hingestellt, und es ist dieser Division der — wie es scheint zuerst von Brongniart für sie angewendete — Name *Cyclospermae* in Erinnerung an ihren hauptsächlichsten Charakter ertheilt.

---

[1]) Blüthendiagramme, Bd. II, pag. 91.

Beziehungen zwischen Chori- und Gamopetalen. — Wir haben uns nun noch etwas eingehender mit der Abgrenzung der gamopetalen Ordnungen zu beschäftigen, sowie mit der Frage, ob dieselben eine natürliche, geschlossene Einheit darstellen oder ob sie vielmehr mit mehreren choripetalen Gruppen in innigem Zusammenhange stehen und also mehrfache Anschlüsse bieten. Die Gruppe der *Gamopetalae* (oder wie die ältere Terminologie sich ausdrückte, *Monopetalae)* ist eine sehr alte; aber schon zuerst wurde sie nicht als Einheit von Jussieu aufgestellt, sondern in vierfacher Zertheilung, welcher, wie wir sehen werden, auch heute im Lichte der phylogenetischen Anordnung eine tiefere Begründung unterliegt. Die vier ursprünglichen Gruppen bei Jussieu sind:

1. *Dicotyledones monopetalae corollâ hypogynâ* (Klasse VIII der »Genera« enthaltend Primulaceen, Labiatifloren, Tubifloren etc.);
2. „ *monopetalae corollâ perigynâ* (Klasse IX enthaltend Ebenaceen, Ericaceen, Campanulaceen, also mit Ausnahme der Ebenaceen meist nur Ordnungen, deren Staminen nicht in der Corolle inserirt sind);
3. „ *monopetalae corollâ epigynâ, antheris connatis* (Klasse X enthaltend die Compositen allein);
4. „ *monopetalae corollâ epigynâ, antheris distinctis* (Klasse XI enthaltend Dipsaceen, Rubiaceen, *Caprifolia,* also die Ordnungen mit unterständigem Germen und in der Corolle inserirten Staminen nach Ausschluss der Compositen).

Hinter dieser vierten Abtheilung der Gamopetalen ist ein sehr natürlicher Anschluss erreicht, der uns als der erste und wichtigste und auch von der Mehrzahl der Systemdarstellungen erstrebte entgegentritt: es schliessen sich als Klasse XII. bei Jussieu die epigynischen Choripetalen an, an ihrer Spitze die Araliaceen, so aber, dass *Cornus* und *Hedera* noch in die 11. Klasse gerechnet sind und unter den Caprifolien rangiren. Es ist seitdem von allen Systematikern anerkannt, dass hier eine direkte natürliche Verwandtschaft existirt, und dass besonders die Caprifolien, Tribus Sambuceen, so innig mit den Cornaceen zusammenhängt, dass die bei den ersteren gamopetale und bei den letzteren choripetale Corolle eigentlich den einzigen Unterschied darstellt. Die Klassen X. und XI. des älteren Jussieu bilden dagegen nur eine einzige grosse natürliche Abtheilung mit noch einigen Erweiterungen und stellen die gamopetale Gruppe mit unterständigem Germen dar; nur mit dieser, nicht aber mit den übrigen Gamopetalen hängen die Corneen, Araliaceen und Umbelliferen zusammen.

Die Cucurbitaceen sind in ihrer systematischen Stellung in zweifach verschiedener Weise untergebracht: die einen betrachten sie als Gamopetale, welche dann des unterständigen Germens wegen neben die Campanulaceen gebracht und also auch der eben genannten Gruppe angeschlossen werden; die anderen betrachten sie als Choripetale aus der Verwandtschaft der Loasaceen, Passifloraceen, Cacteen; dass sie ausserdem auch für Monochlamydeen gehalten sind, gehört einer älteren Zeit an. Thatsache ist, dass ihre Corolle bald frei, bald verwachsen, ihr Germen aber unterständig ist; sie stellen also eine Uebergangsordnung dar, welche ebenso von den Campanulaceen zu den Choripetalen (Loasaceen etc.) überleitet, wie die Corneen von den Sambuceen zu den choripetalen Araliaceen. Auch muss man mit den Cucurbitaceen eine andere, sehr kleine und viel weniger bekannte Ordnung, die Papayaceen (oder Caricaceen) zusammenstellen, bei deren diklinen Blüthen die männliche Corolle gamopetal, die weibliche choripetal, das Germen aber oberständig ist.

Andere gamopetale Ordnungen, nämlich die mit oberständigem Germen und in der Corolle inserirtem Andröceum versehenen (JUSSIEU's Klasse VIII.), zeigen aber ganz andere Anschlüsse. Auch hier existirt eine kleinere Ordnung, welche wegen ihres wechselnden Verhaltens in der Corolle bald zu den Gamopetalen, bald zu den Choripetalen gestellt wurde: es sind dies die Ilicineen (Aquifoliaceen) von denen gerade der bekannteste Repräsentant bei uns, *Ilex Aquifolium*, gamopetale Corollen hat, aber andere Species und Gattungen nicht. Man ist daher jetzt einig darin geworden, in diesem Falle die gamopetalen Corollen als Einzelausnahmen zu betrachten und der sonstigen Verwandtschaft wegen *Ilex* mit den Olacineen und Celastraceen zusammen unter die Choripetalen zu bringen. Aber der Anschluss zwischen beiden grossen Gruppen ist auch hier ein inniger und wird durch andere Gattungen vermehrt, von denen nur *Salvadora* und *Cyrilla* genannt werden mögen: *Salvadora* und die wenigen ihr zu einer eigenen Ordnung angeschlossenen Gattungen sind kurz gamopetal und scheinen sich ganz innig an die gamopetalen Oleaceen anzuschliessen; es mag die Bemerkung genügen, dass *Salvadora persica* in den Vegetationsorganen, Blüthenständen, Blüthenbau und Beerenfrucht den Eindruck eines Liguster oder einer Olive macht, aber wie bei den Celastraceen in der Corolle mit 4 Staminen in Alternanz versehen ist; früher glaubte man sie an die Plumbagineen anschliessen zu sollen, weil bei dieser gamopetalen Ordnung die Petalen oft »bis zum Grunde gespalten« sind, d. h. weil sie überhaupt nicht verwachsen sind. Denn der Ausdruck »bis zum Grunde gespalten« repräsentirt die Idee, dass eine von Haus aus gamopetale Corolle durch Spaltung zur Choripetalie zurückkehre, ist aber nur durch Verwandtschaftsbeziehungen aufgebrachte und bisher in nichts sicherem begründete Meinung, für die wohl auch die entwickelungsgeschichtlichen Anhaltepunkte ausbleiben werden. — Die Cyrilleen bilden eine andere kleine Ordnung, welche im Habitus und Blüthenständen strauchigen Ericaceen, z. B. *Clethra*, am nächsten kommt und deren 5 Petalen am Grunde nur so schwach verwachsen und durch die dazwischen inserirten 5 Staminen gleichsam verbunden sind, dass man sie trotzdem von den Gamopetalen fort in die Verwandtschaftsreihe der Ilicineen und also wieder ebenfalls auch der Celastraceen gebracht hat. Die Ericaceen selbst, welche stets unter den Gamopetalen rangirt stehen, haben in den Pyrolaceen unzweifelhaft in der innigsten Verwandtschaft mit ihnen stehende Choripetalen, welche nur eine erkünstelte, schematisirende Systematik von ihnen trennen würde; sie sind also ein Gegenstück zu diesem Anschluss, indem nicht allein choripetale Ordnungen einzelne gamopetale Gruppen, sondern auch umgekehrt, die Gamopetalen einzelne choripetale Ordnungsgruppen in sich schliessen müssen.

Noch eine andere Ordnung, die der Brexiaceen, ist (vielleicht fälschlich) von Brongniart als ein Bindeglied der Ericaceen mit einer ganz anderen choripetalen Gruppe, nämlich den Hydrangeen und Francoaceen aus dem Verwandtschaftskreise der Saxifrageen betrachtet worden.

Es sind dann oben schon die Beziehungen angedeutet, welche der Blüthenplan in den zu den Caryophyllinen gerechneten Aizoaceen *(Claytonia)* zu manchen Plumbagineen mit an der Basis der kurz verwachsenen Petalen und mitten auf diesen stehenden Staminen aufweist, Beziehungen, welche sogar noch durch die centrale Placentation und einen einigermassen analogen Bau der Samenknospe erweitert werden. Bei den Primulaceen finden wir ja sogar in einzelnen Gattungen, *Asterolinum* und *Apochoris*, völlig freie Blumenblätter, so dass diese Einzelfälle sich zu der Ordnung verhalten, wie die Pyrolaceen und Monotropeen zu den Ericaceen.

Ebenso sind noch aus vielen anderen Ordnungen der Choripetalen einzelne Ausnahmen bekannt geworden, wo die Corolle hochentwickelt gamopetal ist; als weitere Beispiele mögen die zu den Diosmeen (Rutaceen) gehörige Gattung *Correa* mit lang röhriger Corolle, und die *Nymphaea* verwandte Gattung *Barclaya*[1]) aus den malayischen Gewässern mit vielen, einen Tubus bildenden Petalen genannt werden.

Während also aus diesen Betrachtungen sich ergiebt, dass die Gruppe der Gamopetalen keine einheitliche ist, dass sie bei ihren vielseitigen Beziehungen zu den Choripetalen mehrfachen phylogenetischen Ursprungs ist und deshalb als eine analoge Umformung aus verschiedenen, ursprünglich freiblätterigen Ordnungen angesehen werden muss, während also hiernach eine Auflösung der Gamopetalen in verschiedene, mit den Choripetalen in innigeren Verband zu bringende Theile natürlich erscheint, lassen sich auf der anderen Seite grosse gamopetale Gruppen nennen, welche jedes offen zu Tage liegenden Anschlusses an die Choripetalen entbehren und nur unter sich oder mit anderen gamopetalen Gruppen zusammenhängen. Dafür mag als Beispiel die Labiatifloren-Gruppe dienen, aus der auch gar keine normalen Abweichungen vom Charakter der Gamopetalie bekannt sind, und welche sich durch die Gesneraceen (die allein von den Labiatifloren zum Theil ein unterständiges Germen haben) an die Columelliaceen, und durch diese weiter vermittelt an die Rubiaceen aus der normal-epigynen Gruppe der Gamopetalen anschliessen. Fest geschlossene Gruppen dieser Art, welche sich durch Beispiele leicht vermehren liessen, zwingen dazu, die Gamopetalie neben allen Durchbrechungen und Kreuzverwandtschaft doch als ein bindendes Kriterium hoch systematischen Ranges aufrecht zu halten, zumal sich schliesslich sonst das ganze System der dichlamydeischen Dikotylen in unbestimmtere Gruppen auflösen würde, ohne dass die Natur selbst auf diese oder jene Weise in befriedigender Reinheit dargestellt werden könnte. Und wenn oben von den verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Oleaceen, Salvadoraceen, Ilicineen-Celastraceen und etwa auch noch Sapindaceen die Rede war, so kann andererseits auch wiederum von anderen, ebenfalls auf morphologische Analogie anderer Art gegründeten Beziehungen zwischen Oleaceen und Rubiaceen[2]) gesprochen werden, in deren Rahmen die Ober- und Unterständigkeit der Ovarien den Hauptunterschied bildet.

---

[1]) Vergleiche Hooker in Transactions of Linn.-Society, Bd. XXIII, Taf. 21.

[2]) Maout et Decaisne, Traité général, pag. 231.

Jedenfalls aber hat sich ergeben, dass die gesammten Gamopetalen und Choripetalen, von denen letztere selbst wiederum innig mit den Monochlamydeen verbunden sind, nicht etwa scharf einander gegenüberstehende geschlossene Einheiten bilden.

Begründung von 12 Divisionen. — Nach den in der vorhergehenden Besprechung auseinander gesetzten oder flüchtig angedeuteten Principien muss das Gesammtsystem der Dikotylen behandelt werden, und es versteht sich, dass viel schwieriger als bei den Monokotylen hier eine einfache und naturgemässe Aneinanderreihung der Ordnungen nach natürlicher Verwandtschaft stattfinden kann, da die Beziehungen hier viel stärker kreuzweis nach mehreren Richtungen auseinander gehende sind. Diesem Umstande muss Rechenschaft getragen werden durch Bildung einer grösseren Zahl von Divisionen, deren Anordnung eine durch die nächstliegende und stärkste Verwandtschaft bedingte sein soll, welche aber zu den anderen, an entfernten Plätzen stehenden Divisionen vielfach ebenfalls Beziehungen zeigen, von denen die wichtigsten bei jeder einzelnen anzuführen sind; das eben ist natürliche Systematik, welche nur in den seltensten Fällen ihre Resultate in einer für sich selbst ohne weitere Zusätze sprechenden Reihenanordnung mittheilen kann.

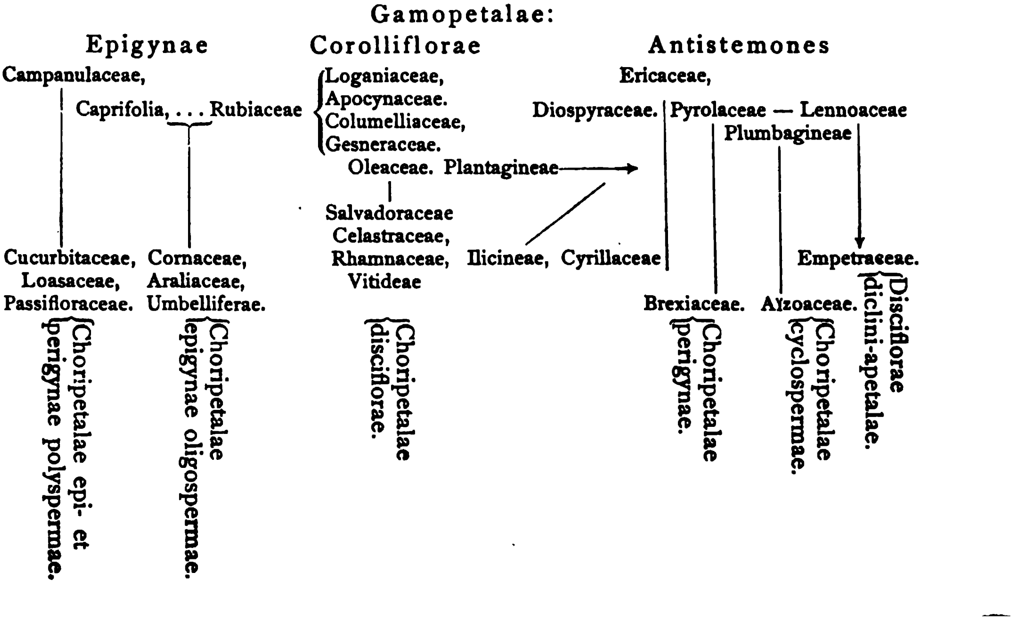
In Zurückverweisung auf die früheren Auseinandersetzungen (pag. 243 u. folg.) sind die Dichlamydeen, und von diesen die Gamopetalen mit fest geordneten oligocyklischen Blüthen und mit unterständigem, womöglich einsamigem Germen als die im Allgemeinen höchste Entwicklungsstufe der Dikotylen zu betrachten. Diesen Voraussetzungen entsprechen die Compositen, Dipsaceen, Rubiaceen etc., von denen die ersteren in dem System des jüngeren Jussieu, ebenso in dem von Fries u. A. an die Spitze gestellt sind, und diesem Verfahren haben sich viele systematische Anordnungen der Neuzeit angeschlossen.

Die Ranunculaceen, welche in dem de Candolle'schen System an die Spitze der Dikotylen und der Blüthenpflanzen überhaupt gestellt sind, verdienen diesen Platz durchaus nicht. Grund dafür war, dass bei diesen spiroidisch gebauten Blüthen mit vielfachen Formeln von $C\infty$ $A\infty$ $G\infty$ alle Einzelorgane frei von einander sind, was zwar einen guten Anlass geben konnte, nach dem Princip der Verwachsung eine Anreihung der Ordnungen vorzunehmen, aber im Lichte der heutigen, phylogenetischen Morphologie betrachtet, gerade einer niederen Blüthenorganisation entspricht. Das gerade Gegenstück zu ihnen bieten die Compositen mit grösstmöglichster Verwachsung aller einzelnen Blüthencyklen untereinander und Beschränkung auf ein durch den cyklischen Charakter der Blüthe vorgeschriebenes Maass der Einzelorgane.

Die Leguminosen, welche in der Bartling-Endlicher'schen Anordnung und ihren Folgesystemen an die Spitze der Dikotylen gestellt wurden, haben ein viel grösseres Anrecht darauf als die Ranunculaceen. Jedoch ist ihr einziges Ovar oberständig und meist vielsamig, das Andröceum dicyklisch, die Corolle in zygomorphem festen Anschluss aller Einzelblätter doch immerhin freiblättrig. Was man zu Gunsten der Leguminosen an der Spitze der Dikotylen in Hinsicht auf ihre Blüthenorganisation sagen könnte, lässt sich fast alles ebenso auch von den Labiaten sagen, die aber mit gamopetaler Organisation noch so viel mehr fortentwickelte Eigenschaften, namentlich auch ständige Reductionen im Andröceum, zeigen.

Es sollen also die *Gamopetalae epigynae* an die Spitze der Dikotylen gestellt werden, und es handelt sich nun um ihren Anschluss. Es wurde oben (pag. 359) die direct verwandtschaftliche Linie von den Compositen-Rubiaceen zu den Cornaceen-Araliaceen besprochen, die sowohl Jussieu, als de Candolle und Lindley zum Ausdruck gebracht haben. Sollte das auch hier geschehen, so müssten die Gamopetalen an dieser Stelle abbrechen, die epigynen Choripetalen mit den Cornaceen folgen, und ein weiterer Anschluss gesucht werden. Dies erscheint unpraktisch (— denn die Art und Weise, in welcher von den verschiedenen vorhandenen Verwandtschaftsbeziehungen Anschlüsse gewonnen werden, ist oft nur eine Frage praktischer Entscheidung —), weil den Araliaceen soviele andere Choripetalen im bindenden Zusammenhange folgen, dass die ganze Reihenfolge der Gamopetalen zerrissen würde. Denn da auch die Campanulaceen zu den *Gamopetalae epigynae* gehören, so müssten sich diesen die Cucurbitaceen und in deren Gefolge die Loasaceen etc. anschliessen, womit schliesslich die ganzen calycifloriscben Choripetalen an die erste Division anzuhängen sein würden. Es scheint daher zweckmässiger, auch die zweite und dritte Gruppe der Gamopetalen als nächste Divisionen folgen zu lassen, da besonders von der zweiten die Labiatifloren überhaupt unter den Choripetalen keine nahe Verwandtschaften haben. Diese beiden Divisionen sind die *Gamopetalae corolliflorae* und *G. antistemones;* beide haben fast ausnahmslos oberständiges Germen. Die Corollifloren haben als gewöhnlichste Diagrammformel $K(5)\ C\ \underbrace{(5)\ A\,5}\ G\ (\underline{2})$, die Antistemonen dagegen $K(5)\ C(5)\ A \parallel 5 + 5\ G(5)$, oder nur $A \parallel 5$, seltener $A\,5$; bei den Corollifloren sind also die Staminen immer in der Corolle inserirt (epipetal) und monocyklisch; bei den Antistemonen stehen sie häufiger perigyn frei von der Corolle, bei anderen auch epipetal, sind aber entweder in zwei Cyklen vorhanden (aus welchem Grunde Warming diese Gruppe von Ordnungen die »*Pentacyclicae*« genannt hat), oder sie sind zwar monocyklisch aber dann meistens antipetal gestellt, nicht in Alternanz mit der Corolle. Ericaceen, Diospyraceen, Primulaceen und deren Verwandte bilden den Kern dieser antistemonen Gamopetalen, welche, wie oben gesagt wurde, sowohl mehrfache Anschlüsse an die Choripetalen zeigen als auch in einigen den Ericaceen verwandten Gliedern selbst schon choripetal sind. Es ist also praktisch, diese Division an den Schluss der Gamopetalen zu stellen, und als zweite die ächten Corollifloren vor sie zu setzen, da diese sich in mehreren Gliedern auch direct an die Rubiaceen anschliessen, nämlich erstens durch die Columelliaceen an die Personaten, und zweitens noch mehr durch die Loganiaceen an die Apocyneen und Verwandte.

Die ersten Divisionen haben dann also folgende wichtigsten Anschlüsse:


Gamopetalae:
Epigynae
Corolliflorae
Antistemones
Campanulaceae,
Caprifolia, ... Rubiaceae
Loganiaceae,
Apocynaceae.
Columelliaceae,
Gesneraceae.
Oleaceae. Plantagineae
Salvadoraceae
Celastraceae,
Rhamnaceae,
Vitideae
Ericaceae,
Diospyraceae.
Pyrolaceae — Lennoaceae
Plumbagineae
Ilicineae, Cyrillaceae
Empetraceae.
Cucurbitaceae,
Loasaceae,
Passifloraceae.
Cornaceae,
Araliaceae,
Umbelliferae.
Brexiaceae.
Aizoaceae.
Choripetalae epi- et perigynae polyspermae.
Choripetalae epigynae oligospermae.
Choripetalae disciflorae.
Choripetalae perigynae.
Choripetalae cyclospermae.
Disciflorae diclini-apetalae.

Diesen Anschlüssen und überhaupt den mannigfachen Beziehungen, in denen die Gamo- und Choripetalen zu einander stehen, wird im System nur dann einigermaassen genügender Ausdruck gegeben werden können, wenn die Gamopetalen nicht als eine einzige geschlossene Masse angesehen sondern in drei Divisionen getheilt (wie oben) angeführt werden, wenn auch diese drei Divisionen aus inneren und äusseren Rücksichten beisammen belassen werden.

Schwieriger wird die Anordnung bei den choripetalen Divisionen. Es versteht sich von selbst, dass die epigynisch inserirten Ordnungen, wie die Cornaceen, Araliaceen und andere, welche eben genannt sind, zuerst zu folgen haben, da sie ja gewissermaassen ein ausgelassener Anschluss der *Gamopetalae epigynae* sind. Auch zeigen die übrigen angeführten Anschlüsse, dass die eigentlichen Thalamifloren, wie Ranunculaceen, Cistaceen und Verwandte, bisher in den Verwandtschaftsberührungen mit den Gamopetalen gar nicht erwähnt sind, dass sie also jedenfalls hinter den Calycifloren zu stehen haben, um die Verbindung dieser mit den monochlamydeischen Dikotylen zu vermitteln. Aber bekanntlich sind gewisse Monochlamydeen (Euphorbiaceen etc.) ebenfalls mit Calycifloren verwandt und müssen zwischen diese eingeschoben, von den typischen Apetalen aber getrennt gehalten werden, so schwierig in manchen einzelnen Fällen die Entscheidung über das eine oder das andere sein mag.

Glücklicherweise sind, wenn wir von dem Vorkommen einzelner corollenloser Gattungen oder Tribus in sonst regelmässig corollenführenden Klassen absehen (wie z. B. bei den Sanguisorbeen unter den Rosaceen), die meisten eng verbundenen dichlamydeischen Gruppen geschlossen, und nur wenige haben monochlamydeische oder dikline Ordnungen im Gefolge. So z. B. die Rutaceen im Anschluss an die diklinen *Terebinthinae* (Anacardiaceen etc.). Die Euphorbiaceen schliessen sich sogar, wenn wir die Stackhousiaceen als eine ausgeprägte dichlamydeische Ordnung ihres Typus betrachten, sonst nicht gerade direkt an andere Ordnungen an, kommen aber durch die Stackhousiaceen und durch ihre eigene Insertion und Ovarien an die Celastraceen mit Verwandten heran, welche selbst wiederum in den Insertionen mit den Rutaceen auf gleicher morphologischer Stufe stehen. Es ist daher möglich, unter dem Namen *Disciflorae diclini-apetalae* eine Division mit der Hauptordnung Euphorbiaceen (Klasse *Tricoccae)* einzuschalten, welche die hauptsächlichsten monochlamydeischen Gattungen mit hypogyner oder durch einen Discus vermittelten Insertion enthält. Eine viel kleinere Gruppe von Monochlamydeen wird durch die Thymelaeaceen und Elaeagnaceen dargestellt, welche beide ein hoch verwachsenes Kelchrohr besitzen und in diesem die Staminen inserirt tragen: diese sind den Calycifloren zuzugesellen, aber ihrer besonderen Eigenschaften wegen als eigene Division unter dem Namen *Calyciflorae apetalae;* unter den übrigen Monochlamydeen scheinen sich ihnen die Proteaceen so eng anzuschliessen, dass auch diese grosse Ordnung in ihre Division am natürlichsten gebracht wird. Die zu den Caryophyllinen gehörigen, oben weitläufiger besprochenen Ordnungen ohne Corolle bleiben natürlich mit den Dianthaceen vereinigt und theilen also deren Stellung.

Diejenigen Dichlamydeen, welche sich nun durch verwachsenen Kelch und auf diesem, gewöhnlich wo seine Zipfel frei werden, inserirte Petalen und Staminen auszeichnen, sollen als *Calyciflorae choripetalae* die erste, an die Gamopetalen sich anschliessende choripetale Division bilden, d. h. also die grossen Gruppen der Umbellaten, Myrtaceen, Leguminosen, Rosaceen, Saxifrageen und alle deren Verwandte; sie theilen sich zwar in solche mit unter- und mit oberständigem Germen, aber dieser Unterschied lässt sich in dieser Division nicht zu einer nochmaligen scharfen Trennung benutzen, da z. B. bei Rosaceen und Saxifrageen allein schon beides gemischt vorkommt und auch sonst die Verwandtschaften sich nicht hiernach in erster Linie scheiden.

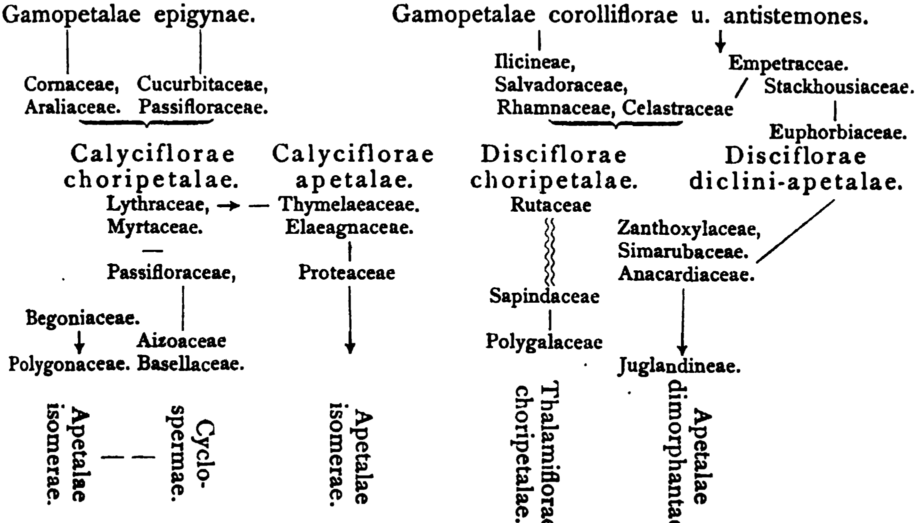
Während DE CANDOLLE hinsichtlich der Insertion bei den Choripetalen nur zwischen Thalamifloren und Calycifloren unterschieden hat, giebt es doch eine grosse Zahl von Ordnungen, welche weder das eine noch das andere sind; diese besitzen eine hypogyne Scheibe, einen Discus, mit dem übrigens meistens der Kelch selbst nicht in seiner ganzen Breite verwachsen ist, und auf diesem Discus stehen die Staminen, welche dadurch vielfach mindestens ebenso perigynisch inserirt erscheinen als gewisse Calycifloren. Diese Ordnungen haben auch BENTHAM und HOOKER in den *Genera plantarum* als Discifloren zusammengefasst, welchen Namen ich für eine neue Division annehme, ohne jedoch dieser alle von den genannten Autoren eingereihte Ordnungen zuzuzählen.

Während von mir ein Theil jener Ordnungen wegen der mangelnden Corolle sich enger an die *Disciflorae diclini-apetalae* anschliesst, müssen andere, besonders die Linaceen und Geraniaceen daraus entfernt und zu den Thalamifloren gebracht werden, unter denen sie ihren natürlichen Anschluss finden. — Die Euphorbiaceen stehen in dem genannten Werke unter den Monochlamydeen an einer weit entfernten Stelle.

Diese *Disciflorae choripetalae* umfassen daher als Hauptordnungen die Ilicineen, Celastraceen, Rhamneen, Sapindaceen, Rutaceen und deren Verwandte. Die Gruppe erscheint ziemlich natürlich, obgleich es sich fast von selbst versteht, dass zwischen echt calyciflorischer, disciflorischer und thalamiflorischer Insertion vielerlei Uebergänge stattfinden, durch welche grade die in der Mitte zwischen beiden stehenden Discifloren am meisten berührt werden.

Eine geringe Verwachsung der Kelchblätter unter einander ist bei vorhandenem Discus natürlich, und alsdann tritt auch leicht der Kelchboden als Träger der Staminen auf. Die Terminologie ist auch hierin gar nicht consequent gewesen. BARTLING z. B. hat in Untersuchungen über die Diosmeen diesen zunächst einen *discus hypogynus calyci adnatus* zugeschrieben und diese Insertion nicht als perigyn bezeichnet; später hat er die Bezeichnung »perigyn« dafür einführen zu müssen geglaubt. (BARTLING u. WENDL., Beiträge zur Botanik, II, pag. 187.)

Es treten also folgende Divisionen mit jedenfalls nicht ächt thalamiflorischer Insertion in Verbindung mit den Gamopetalen, deren wichtigste Anschlüsse hinzugefügt sind:


Gamopetalae epigynae.
Gamopetalae corolliflorae u. antistemones.
Cornaceae, Cucurbitaceae,
Araliaceae. Passifloraceae.
Ilicineae,
Salvadoraceae,
Rhamnaceae, Celastraceae
Empetraceae.
Stackhousiaceae.
Euphorbiaceae.
Calyciflorae choripetalae.
Calyciflorae apetalae.
Disciflorae choripetalae.
Disciflorae diclini-apetalae.
Lythraceae,
Myrtaceae.
Thymelaeaceae.
Elaeagnaceae.
Passifloraceae,
Proteaceae
Begoniaceae.
Aizoaceae
Polygonaceae. Basellaceae.
Rutaceae
Zanthoxylaceae,
Simarubaceae.
Anacardiaceae.
Sapindaceae
Polygalaceae
Juglandineae.
Apetalae isomerae.
Cyclospermae.
Apetalae isomerae.
Thalamiflorae choripetalae.
Apetalae dimorphantae.

Die ferner stehenden Anschlüsse sind durch Pfeile bezeichnet, die näheren durch längere oder kürzere Striche.

Die Thalamifloren der Definition DE CANDOLLE's, aber nach Ausschluss der Discifloren, sind gewöhnlich nicht getheilt worden. Es scheint auch heute noch ebenso richtig, diese Ordnungen verbunden zu lassen, da sie sich sehr natürlich aneinanderreihen. Sie müssen aber von allen nicht dahin gehörigen Gruppen gereinigt werden, und während auf der einen Seite die Nelken (Sileneen, Alsineen etc.) wegen ihrer engen Zusammengehörigkeit mit den Amarantaceen, Chenopodiaceen etc. mit diesen eine auf den Ovar- und Samenbau gegründete eigene feste Division zu bilden haben *(Cyclospermae,* s. oben pag. 354—359), scheinen andererseits noch die Nymphaeaceen einer Sonderstellung bedürftig. In den *Ordines naturales* von BARTLING[1]) war unter dem Namen *Chlamydoblastae* eine Gruppe geschaffen, die sich auf Besonderheiten der Embryobildung gründete, besonders darauf, dass neben dem Endosperm im Embryosacke ein mehr oder weniger reichliches Perisperm ausserhalb desselben abgelagert wird, und also der Embryo selbst in einer Art von Amnionsack eingebettet liegt. Diese Abtheilung war merkwürdig zusammengesetzt; sie enthielt die damals noch ihrem Embryo nach unbekannten Taccaceen von den Monokotylen, die Piperaceen, die jetzt ihre Stelle neben den Urticaceen in den dikotylen Apetalen erhalten, eine Reihe jener merkwürdigen, grossentheils parasitischen Gewächse, die nirgends einen deutlichen systematischen Anschluss zeigen (Balanophoreen, Asarineen etc.), und endlich die Nymphaeaceen, Cabombeen, Nelumbieen. Diese drei letzten sind gewöhnlich unter die ächten Thalamifloren, und zwar dort neben die Papaveraceen gesetzt, weil sie mit den Ranunculaceen in der spiroidischen Anordnung von Corolle und Andröceum, mit den Papaveraceen einigermassen im Kapselbau übereinstimmen. Allein, auch wenn man auf den Samenbau der Nymphaeaceen kein zu grosses Gewicht legen wollte, so zeigen sie doch Abweichungen von der thalamiflorischen Insertion, die eine Verbindung mit den genannten anderen Ordnungen unrathsam erscheinen lassen. Unterständiges Germen darf eigentlich in den Thalamifloren nicht vorkommen, da es dem Sinne dieser Insertion widerspricht; es ist aber unterständig in *Victoria* und *Euryale,* und bei den übrigen auch in den Torus theilweise tief eingesenkt, dagegen ganz frei von demselben und wie ein verkehrter Kegel aus dünner Basis breit aufsteigend in *Nelumbium.* Die merkwürdige, tropisch-asiatische Gattung *Barclaya*[2]) zeigt den Kelch zwar unterständig, aber die Corolle gamopetal (!) mit auf ihr inserirtem Staminalcyklus (!) an das Germen angewachsen und dadurch oberständig. Es ist nicht eine einzige andere thalamiflorische Ordnung mit solchen Abweichungen bekannt, und die genannten Gattungen erinnern vielmehr an Calycifloren, etwa an Cacteen, oder an Passifloren hinsichtlich ihrer Insertionen. Die Nymphaeaceen sollen daher hier als eine besondere kleine Gruppe auftreten, die vielleicht nicht mit Unrecht zu einer besonderen Division erhoben wird und den BARTLING'schen Namen *Chlamydoblastae* weiter führen mag.

Dieser Division mag denn auch als Anhang, nicht als ein zum gleichen Verwandtschaftskreise selbst zugehöriger Bestandtheil, jene merkwürdige Gruppe von Ordnungen beigesellt werden, die nur in den Aristolochiaceen autotroph, in den übrigen (Balanophoreen, Santalaceen, Loranthaceen) aber parasitisch entwickelt sind. Von den Loranthaceen ist schon oben die Rede gewesen (s. pag. 304) und ihre eigenthümliche Embryosackentwicklung kurz besprochen, durch welche sie nothgedrungen mit den Santalaceen, nicht wie es im System DE CANDOLLE's geschehen ist mit den Cornaceen — Caprifoliaceen, vereinigt werden müssen. EICHLER hat dieser Anhangsgruppe den Namen *Hysterophyta* gegeben, und unter dieser Bezeichnung treibt sie sich nun am Ende oder am Choripetalen-Schluss des dikotylen Systems umher. Die ihr hier gegebene Stellung ist auch nicht die einer verwandtschaftlichen Analogie, aber erscheint doch in der Mitte zwischen Calycifloren, den damit zusammenhängenden Monochlamydeen und Thalamifloren an die Chlamydoblasten angehängt einigermassen passend.

---

[1]) Seite 77, Abtheilg. I.

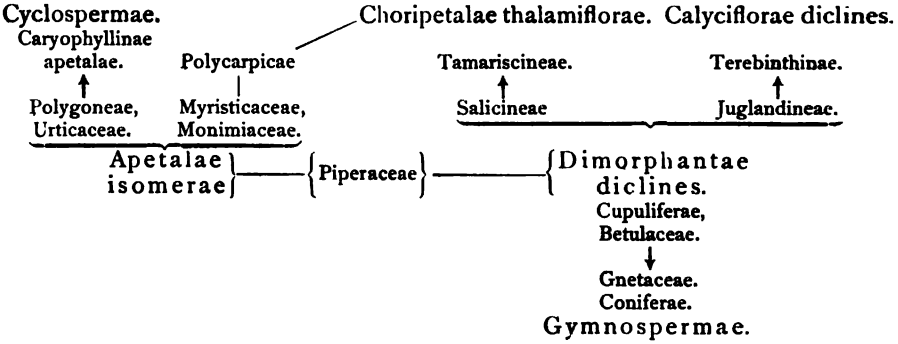
[2]) Nach den Abbildungen HOOKER's in den Transactions of Linn. Soc., Bd. XXIII, Taf. 21.

Die thalamiflorischen Divisionen stellen sich also mit ihren wichtigsten Anschlüssen so dar:

Calyciflorae (Cactaceae, Mesembryaceae.)	Calyciflorae	Disciflorae.
	↑	Aesculi
Aizoaceae, Nyctagineae.	Barclaya, Victoria, Euryale.	Polygaloideae.
Cyclospermae	Chlamydoblastae	Thalamiflorae choripetalae.
Chenopodiaceae, Amarantaceae.	{Anhang: Hysterophyta}	Magnoliaceae, Ranunculaceae.
Celtideae Urticaceae, Polygonaceae.		Monimiaceae, Myristicaceae, Lauraceae.
Apetalae isomerae.		Apetaleae isomerae.

Es bleiben nun noch diejenigen mono- oder achlamydeischen Ordnungen übrig, in deren Blüthen kein Abortus der einst vorhanden gewesenen Corolle anzunehmen ist, welche also die einfacheren Ausgangspunkte der phylogenetischen Reihen in der Theorie vorstellen und, soweit als bekannt, auch zu den ältesten dikotylen Erscheinungen im Vegetationsbilde der Erde gehören, nach allem was man aus den unvollkommen erhaltenen fossilen Resten schliessen kann. — Die unterste Stufe derselben, welche den Gymnospermen in ihrer Organisation verhältnissmässig am nächsten steht, sollen der oben (pag. 348) gemachten Auseinandersetzung gemäss die *Dimorphantae* einnehmen, die obere Stufe solche Blüthen, welche im festen Aufbau der einzelnen Cyklen mit Ausschluss der Corolle besonders an die den Choripetalen zugewiesenen Ordnungen monochlamydeischer Blüthen erinnern. Diese obere Stufe, die *Apetalae isomerae*, nehmen (nach Ausschluss der Proteaceen, welche zu den apetalen Calycifloren gestellt worden sind) die Lauraceen, Myristicaceen, Monimiaceen als Verwandte der polykarpischen Thalamifloren (Ranunculaceen etc.) ein; ausserdem die Polygoneen, welche man wohl an die Caryophyllinen hat anschliessen wollen, mit denen sie jedoch gerade das für jene Charakteristische, den campylotropen Samenbau, nicht theilen, ebensowenig wie die Eriogoneen. Die Urticaceen endlich bilden die letzte Ordnung, in der ein cyklisch geordnetes Perianth Regel ist; dieser schliessen sich noch die Piperaceen mit nackten, aber meistens monoklinen Blüthen an und vermitteln den Uebergang zu der niederen Stufe der Kätzchenblüthler, welche als Division *Dimorphantae diclines* heissen mögen. Von deren Beziehungen zu den oberen Stufen ist wenig Sicheres bekannt geworden; die Juglandeen hält man vielfach für Verwandte der *Terebinthinae* unter den diklinen und choripetalen Calycifloren; die Salicineen hat man ihres Ovarbaues wegen für Verwandte der

Tamariscineen erklärt, und es lässt sich ja auch wenigstens behaupten, dass sie von den übrigen Kätzchenbäumen erheblich abweichen. Andere Beziehungen sind noch dunkler. — Nach unten hin scheint mir der Kätzchenblüthenstand eine wichtige phylogenetische Beziehung zu den Gymnospermen anzudeuten, deren Zapfen bekanntlich eine einzelne Blüthe darstellen; wenn die Kätzchen als »Blüthenstände« so entstanden gedacht werden können, dass an Stelle der einzelnen, spiralig angeordneten Blätter in der gymnospermen Zapfenblüthe später Sexualorgane in den Achseln eben dieser Blätter als secundäre Achsen hervorsprossten, so zeigt dies den Weg der angiospermen Blüthenentwicklung und lässt viele Eigenthümlichkeiten der Kätzchenbäume, selbst biologische Aehnlichkeiten mit den Coniferen erklärlich erscheinen. — Die Anschlüsse der beiden untersten Divisionen sind also folgende:


Cyclospermae.
Choripetalae thalamiflorae.
Calyciflorae diclines.
Caryophyllinae apetalae.
Polycarpicae
Tamariscineae.
Terebinthinae.
Polygoneae,
Urticaceae.
Myristicaceae,
Monimiaceae.
Salicineae
Juglandineae.
Apetalae isomerae
Piperaceae
Dimorphantae diclines.
Cupuliferae,
Betulaceae.
Gnetaceae.
Coniferae.
Gymnospermae.

Da im Vorhergehenden schon die wichtigste Literatur für die Entwicklung des Dikotylensystems genannt und die verschiedenen Ansichten über die Abgrenzung der Hauptgruppen angeführt worden sind, ist hier eine nochmalige Gesammtübersicht unnöthig.

3. Die hauptsächlichsten Blüthen- und Frucht-Charaktere der Klassen und Ordnungen in den Dicotyledonen.

Vorbemerkung. Wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich, kommen im System der Dikotylen insofern grössere Schwankungen als in dem der Monokotylen vor, als bei vielen Ordnungen einzelne Abweichungen besonders im Perianth durch Unterdrückung der Corolle etc. stattfinden. Es ist daher, wenn Genauigkeit erreicht werden soll, eine noch ausführlichere Charakterisirung für den Vergleich der einzelnen Ordnungen nöthig als bei den Monokotylen. Da hier die grosse Zahl der Ordnungen ein genaues Eingehen verbietet, so soll versucht werden, auf mehr diagnostischem Wege — an Stelle der vergleichenden Charakterisirung — nur durch Hervorhebung der wichtigsten trennenden Charaktere die Ordnungen zu erläutern. Kleinere Ausnahmen bleiben darin unberücksichtigt und es wird nur der »Typus« gekennzeichnet. —

Eine kleine Zahl von Ordnungen, z. B. die Podostemaceen, entbehren überhaupt eines sicheren Anschlusses, bei anderen kann man zweifelhaft sein, in welcher von zwei Divisionen sie am besten untergebracht werden. In diesen Fällen wird statt längerer Besprechung nur ein ? gesetzt, die fortlaufende Numerirung aber dennoch beibehalten.

Die von der gewöhnlichen Bezeichnung abweichenden Ordnungsnamen sind in der Regel LINDLEY's Vegetable Kingdom entlehnt.

Erste Reihe: Dichlamydeae gamopetalae et choripetalae, incl. Monochlamydeae choripetalis affines.

Divisio A. Gamopetalae epigynae.

Perianth dicyklisch, beide Cyklen verwachsen 4- oder 5-gliedrig, aktinomorph oder zygomorph, der Kelch mit den Ovarien zu einem scharf unterständigen Germen verwachsen und oberhalb desselben wenig entwickelt. Andröceum monocyklisch isomer, in der Corolle inserirt oder frei von ihr epigynisch, getrennt oder häufig unter sich mit den Antheren verwachsen, mit den Petalen in Alternanz. Ovarien ($\overline{2}$) bis ($\overline{5}$) synkarp, das unterständige Germen nicht selten durch innige Verschmelzung der Ovarien zu einer einzelnen Fruchtknotenhöhlung nur eine einzelne Samenknospe enthaltend, oder vielsamig mit centraler Placentation.

Diese Division zerfällt nach der Staminalinsertion in zwei Unterdivisionen:

a) Staminen epipetal (in der Corolle inserirt): Klasse I—III.

b) Staminen mit der Corolle zusammen auf einem epigynen Discus inserirt: Klasse IV.

Klasse I: **Compositae.** Blüthen zu 1—∞ vereinigt zu besonderen, durch ein Hochblatt-Involucrum umhüllten Blüthenständen (Köpfchen) und in diesen sitzend. Kelch über dem unterständigen, eine einzige anatrope Samenknospe enthaltenden Germen unterdrückt, in kleinen Blättchen, Borsten oder Haaren entwickelt (Pappus) oder ganz fehlend. Corolle mit klappiger Präfloration. Antheren der mit zarten Filamenten in dem Corollentubus inserirten Staminen fast immer zu einer Röhre verwachsen (»*Synanthereae*«, Ausnahme Ordnung 3, 4 theilweise). Einsamige Achänien mit geradem Embryo ohne Endosperm.

Diese gewöhnlich nur als einzelne Ordnung aufgefasste grösste Gruppe des Pflanzenreichs scheint sich besser in zwei grössere und zwei kleinere Ordnungen aufzulösen und als Klasse dargestellt zu werden, wie es in Bartling's »*Ordines naturales*« pag. 120 geschah; die 2. Ordnung umfasst die bei weitem grösste Hauptmasse der Compositen.

1. Lactucaceae. Corolle durch einseitige Schlitzung zygomorph, über dem Tubus in eine fünfzähnige Zunge auslaufend mit den Hauptnerven zwischen den Zähnen. Antheren röhrig verwachsen. Stylus in 2 Stigmen auslaufend; eine aufrechte Samenknospe im Germen. [Kräuter mit Milchsaft. (Siehe Fig. 34.)].

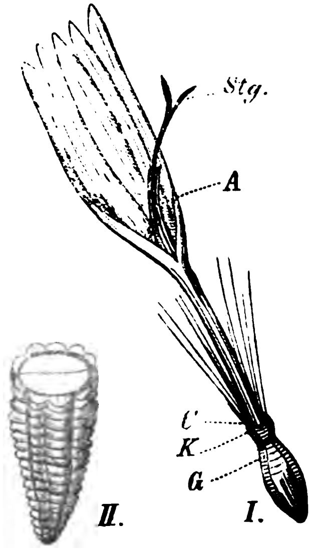


Fig. 34. (B. 532.)
Urospermum-Blüthe (I) u. Frucht (II), letztere im Querschnitt die beiden Kotyledonen des den Samen ganz ausfüllenden grossen Embryos zeigend; G Germen, K Kelchrand mit dem Pappus, C Insertion der Corolle, A Antherenrohr, Stg die beiden Stigmen.

2. Asteraceae. Corolle aktinomorph oder zweilippig, im letzteren Falle mit 3 die Ober- und zwei die Unterlippe bildenden Zähnen, wenn nicht die Unterlippe verkümmert; Hauptnerven zwischen den Zähnen. Antheren, Stylus, Samenknospe wie bei Ordnung 1. (Kräuter oder Holzgewächse ohne Milchsaft).

3. Ambrosiaceae. Blüthen diklin, die ♂ in Köpfchen ∞, die ♀ zu 1—2, meist apetal! Antheren von einander getrennt. Stylus in 2 Stigmen auslaufend; eine aufrechte Samenknospe im Germen; Achänien im Involucrum eingeschlossen. (Kräuter).

4. Calyceraceae. Blüthen mono- oder diklin. Corolle aktinomorph, die Hauptnerven in die Spitzen der Zähne, je 2 Nebennerven zwischen denselben verlaufend. Staminen an ihrer Insertion in der Corolle mit den Filamenten ver-

wachsen. Stylus mit terminalem Stigma; eine hängende Samenknospe im Germen (Kräuter).

Klasse II: **Aggregatae.** Blüthen zygomorph, zu besonderen, durch ein Hochblatt-Involucrum umhüllten Blüthenständen vereinigt, oder einzeln gestielt. Kelch unterdrückt, über dem unterständigen, eine einzige hängende anatrope Samenknospe enthaltenden Germen in Blättchen, Borsten oder Federpappus entwickelt. Corolle mit sich deckender Präfloration. Staminen in dem Corollentubus inserirt, heteromer durch Abortus eines oder mehrerer Glieder; ihre Antheren von einander frei. Einsamige Achänien mit geradem Embryo. Blätter gegenständig.

5. Dipsaceae. Blüthen meistens zu Kopf-Inflorescenzen vereinigt, einzeln von einer verwachsenen Hülle (»Aussenkelch« aus Vorblättern gebildet) umgeben. Corolle zweilippig C(2:3). Staminen durch Abortus des hinteren nur vier, Ao:2:2. Endosperm meist reichlich im Samen (Kräuter).

6. Valerianaceae. Blühen zu lockern, gedrängten Inflorescenzen vereinigt, ohne Hülle. Corolle stark oder schwach zygomorph, nicht selten gespornt. Staminen durch Abortus 1—3, selten 4. Germen aus drei Ovarien gebildet, von denen nur eins fruchtbar (Uebergang zu der nächsten Klasse!) Samen ohne Endosperm (Kräuter, selten Halbsträucher).

Klasse III: **Caprifolia.** Blüthen sitzend oder gestielt in arm- oder reichblüthigen Inflorescenzen, hüllenlos, aktinomorph oder schwach zygomorph. Kelch über dem unterständigen Germen mit kleinen grünen Zähnen; Germen zwei—fünffächerig mit 2—∞ anatropen Samenknospen, zu mehrsamigen, nur durch Abortus höchst selten einsamigen Früchten auswachsend. Staminen in dem Corollentubus inserirt, der Corolle isomer (Ausnahme: *Linnaea)*, frei von einander. Same mit Endosperm. Blätter gegenständig.

7. Loniceraceae. *(Caprifoliaceae* Aut.) Blüthen schwach zygomorph oder aktinomorph, pentamer. Corollenlimbus mit deckender Präfloration. $G(\overline{3})$ bis $(\overline{5})$ zu mehrfächerigen Beeren oder Steinfrüchten reifend; Embryo gerade (Sträucher oder Halbsträucher).

8. Rubiaceae. Blüthen aktinomorph, tetra- oder pentamer. Corolle mit klappiger Präfloration. $G(\overline{2})$ zu 2—∞ samigen Beeren, Steinfrüchten oder Kapseln reifend; Embryo gerade oder gekrümmt (Bäume, Sträucher, Kräuter in reicher Mannigfaltigkeit).

Klasse IV: **Lobelioideae.** Blüthen einzeln in Deckblattachseln, oft gehäuft, aktinomorph oder zygomorph. Kelch über dem unterständigen Germen in grüne Zipfel auslaufend. Corolle mit dem Andröceum auf einem das Germen krönenden Discus inserirt; Filamente ganz frei von der Corolle oder mit dieser nur am Insertionsgrunde zusammenhängend. Germen zwei—fünffächerig mit zahlreichen anatropen Samenknospen an centralen Placenten; Same mit Endosperm. Blätter zerstreut.

Eine Ausnahme von einer grossen Zahl dieser Charaktere machen die Brunoniaceen, welche durch ihre hypogyne Staminalinsertion zu der folgenden Abtheilung überleiten. Uebrigens können sie, die andere Autoren nur als anomale Goodeniaceen ansehen, unmöglich von dieser Klasse getrennt werden, und stellen gewissermaassen das Entwicklungsstadium einer zwischen Compositen und Lobelioideen die Mitte haltenden Pflanzengruppe dar. — Die erste Ordnung hat nahe Beziehungen zu den oft gleichfalls gamopetalen Cucurbitaceen.

9. Campanulaceae. Blüthen aktinomorph: $K(5)\ C(5)\ A5\ G(\overline{2})—(\overline{5})$, auch 3—8-gliedrig gebaut. Corolle mit klappiger Präfloration. Staminen

meist mit verbreitertem Grunde eingefügt und mit freien Antheren. Mehrfächerige Kapselfrucht (Kräuter oder Halbsträucher mit Milchsaft).

10. **Lobeliaceae.** Blüthen zygomorph: $K(5)\ C(5)\ A(5)\ G(\overline{2})—(\overline{3})$ durch Resupination umgedreht. Corolle mit klappiger Präfloration. Staminen auf einem Ringe mit der Corolle inserirt, mit verwachsenen Antheren. Germen vollständig oder unvollständig gefächert, zu Kapsel- seltener Beerenfrüchten heranreifend, mit freiem Stylus (Kräuter, Sträucher, Bäume mit Milchsaft).

11. **Stylidiaceae.** Blüthen zygomorph: $K(3:2)\ C(4:1)\ A\underbrace{(2)\ }G(\overline{2})$ Corolle mit deckender Präfloration, das vordere (durch Drehung seitlich fallende) Segment klein, von den vier übrigen sehr verschieden. Die zwei Staminen mit dem Stylus in ihrer ganzen Länge verwachsen und dadurch ein langes oft gebogenes Gynostemium bildend (Kräuter oder Halbsträucher ohne Milchsaft).

12. **Goodeniaceae.** Blüthen zygomorph: K(5) (C5) A5 G-(2)- Corolle mit induplicirter Präfloration, meist zweilippig. Andröceum isomer mit der Corolle, frei vom Stylus, welcher durch Verwachsung mit dem Discus um das Stigma ein »Indusium« bildet. Germen unterständig, aber häufig vom Kelche halb oder ganz frei und nur hinsichtlich der Corolle unterständig, vollständig oder unvollständig gefächert. (Kräuter, seltner Halbsträucher, ohne Milchsaft).

13. **Brunoniaceae.** Blüthen in kopfartigen Inflorescenzen aktinomorph. K(5) mit langen, federigen Spitzen; C(5) fast aktinomorph, hypogyn. Andröceum aus 5 hypogyn inserirten und von der Corolle freien Staminen, mit verwachsenen Antheren. Germen oberständig, einfächerig mit einer aufrechten anatropen Samenknospe; Stigma mit Indusium. Same ohne Endosperm (Kräuter ohne Milchsaft).

Divisio B. Gamopetalae corolliflorae.

Perianth dicyklisch 4- oder 5-gliedrig, aktino- oder zygomorph; Kelch gamosepal oder freiblättrig vom Germen frei; Corolle gamopetal mit sich deckender, klappiger oder gedrehter Präfloration des Limbus. Andröceum monocyklisch (in seltenen Fällen mit Andeutung eines zweiten staminodialen Cyklus), der Corolle isomer oder heteromer und mit ihr in Alternanz, in dem Tubus der Corolle inserirt mit unter sich freien Filamenten und Antheren (Ausnahme: *Asclepiadeae*). Ovarien am häufigsten $(\underline{2})$, seltener $(\underline{3})$ oder $(\underline{4})$, zuweilen nach der Befruchtung oder schon vorher apokarp, mit 2—∞ (und nur ausnahmsweise durch Abortus 1) Samenknospen; Placentation central oder parietal.

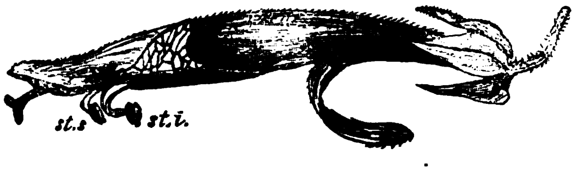
Diese Division bildet nach den gleichen oder ungleichen Zahlenverhältnissen von Petalen und Staminen drei Gruppen:

a) Blüthen (↓) mit Heteromerie von Corolle und Andröceum durch Abortus von 1—3 Gliedern in letzterem: Klasse V und VI.
b) Blüthen ⊕ mit Isomerie in Corolle und Andröceum: Klasse VII und VIII.
c) Blüthen ⊕ mit trotzdem stattfindender Heteromerie in Corolle und Andröceum: Klasse IX.

Endlich schliesst eine einzelne, durch trockenhäutige Corolle anomale und nach vielfältigen Meinungen zu den Plumbagineen in der Division C überleitende Ordnung diese Division, nämlich die Plantagineen, auf welche eine besondere Klasse nicht gut begründet werden kann; diese ist daher als Anhang hingestellt.

Klasse V: **Personatae.** (Endl., Enchir. bot. pag. 337). — Blüthen zygomorph. Kelch gamosepal oder freiblättrig; Corolle zweilippig nach C(2 : 3) oder C(2 + 2 : 1) mit ab- oder aufsteigend sich deckender Präfloration. Andröceum didynamisch nach Ao: 2 : 2, seltener mit staminodial entwickeltem hinteren Gliede oder mit nur 2 fruchtbaren Gliedern. Ovarien G (2), (höchst selten G $(\overline{2})$ als Uebergang zur ersten Division) ein- oder zweifächerig mit meistens ∞, seltener mit fachweise 2—wenigen über einander befestigten anatropen Samenknospen.

? 14. Columelliaceae. Corolle wenig zygomorph epigyn 5-theilig; Staminen zwei zwischen den 2 oberen und den 3 unteren Petalen inserirt mit kurzen Filamenten und gebogenen Antherenfächern. Germen unterständig zweifächerig mit zwei seitlich (nicht median) gerichteten vielsamigen Fächern; Kapsel septicid zweiklappig, Samen ∞, reich an Endosperm (Bäume mit gegenständigen Blättern).



(B. 533.) Fig. 35.

Columnea Schiedeana, Blüthe von der Seite gesehen; Oberlippe aus 4, Unterlippe aus nur 1 Zipfel der Corolle gebildet; st. s. die oberen, st. i. die unteren Staminen.

15. Gesneraceae. Corolle stark zygomorph, auf einem fleischigen Ringe zwischen Ovarien und Kelch inserirt. Staminen 4, oft mit staminodialen fünftem Gliede oder 2. Germen mehr oder weniger mit dem Kelchrohr verwachsen, zuweilen unterständig, einfächerig mit zwei seitlich stehenden vielsamigen Placenten. Kapselfrüchte oder Beeren; Samen mit oder ohne Endosperm (Kräuter). (S. Fig. 35).

Bemerkung. Durch Aneinanderstossen der verlängerten Placenten entsteht im Germen nicht selten eine unvollständige Zweifächerung, welche von der durch völlige Verwachsung der Placenten entstandenen Fächerung zu unterscheiden ist.

16. Bignoniaceae. Corolle hypogyn mit absteigender Deckung. Staminen [1]: 2 : 2; meistens vier, seltener zwei fruchtbar. Germen vom Kelche frei, oberständig, am Grunde von einem drüsigen Ringe umgeben, durch Verwachsung der Placenten fast immer in zwei median gestellte Fächer mit an die Scheidewand angewachsenen Doppelreihen der Samenknospen getheilt, seltener einfächerig wie in Ordnung 15. Vielsamige in zwei Klappen zerfallende Kapsel mit geflügelten Samen ohne Endosperm. (Bäume und Sträucher, viele windend, selten ♃).

17. Utriculariaceae. Kelch zweilippig; Corolle gespornt mit geschlossenem Schlunde. Staminen 2, in der Corolle eingeschlossen. Germen oberständig, einfächerig mit kugeliger, frei im Innern aufsteigender Centralplacente. Samen ∞ ohne Endosperm, in zweiklappiger Kapsel. (Kräuter mit abwechselnden Blättern).

18. Orobanchaceae. Kelch röhrig oder zweispaltig; Corolle mit aufsteigender Deckung, welk stehen bleibend. Staminen 4. Germen einfächerig mit ∞ Samenknospen an 4 oder 2 parietalen Placentarstreifen. Samen klein mit winzigem Embryo ohne Kotyledonen und öligem Endosperm. (Kräuter, chlorophylllose Wurzelparasiten).

19. Scrophulariaceae. Kelch freiblättrig oder verwachsen; Corolle mit absteigender (Salpiglossideen, Antirrhineen) oder aufsteigender (Rhinantheen) Deckung, in wechselnden zygomorphen Formen. Staminen didynamisch nach Ao:2:2, seltener Ao:2:0. Germen frei vom Kelch, zweifächerig mit median gestellten Fächern, ∞ Samenknospen an 2 central gestellten Placenten. Samen mit geradem Embryo in starkem Endosperm. (Kräuter, seltener Sträucher und Bäume).

20. Sesamaceae. Kelch fünfspaltig; Corolle mit deckender oder fast klappiger Präfloration. Fruchtbare Staminen didynamisch nach A[1]:2:2, das obere staminodial. Germen frei vom Kelch auf drüsigem Discus ein- oder zwei- oder vierfächerig je nach der Verwachsung der Placenten; Samenknospen zu zwei oder zweireihig übereinander gestellt. Kapseln mit verhärtetem Endocarp; Samen ohne Endosperm. (Kräuter).

21. Acanthaceae. Kelch meist zweilippig und bis zum Grunde getheilt; Corolle mit absteigender Deckung. Staminen didynamisch nach Ao:2:2, oder zwei. Germen frei vom Kelch durch vollkommene Scheidewand zweifächerig, in jedem Fache 2 oder wenige über einander, von hakigen Fortsätzen der Placenta gestützte ana- oder hemianatrope Samenknospen. Zweifächerige, elastisch aufspringende Kapsel; Samen ohne Endosperm. (Sträucher, Halbsträucher, Kräuter).

Klasse VI: **Labiatae.** *(Nuculiferae* Endl., Enchir. bot. pag. 305, excl. Boragineae). — Blüthen zygomorph. Kelch gamosepal; Corolle zweilippig nach C(2:3) seltener C(2 + 2:1) mit fast immer absteigender Deckung des Limbus. Andröceum didynamisch nach Ao:2:2, zuweilen das hintere Glied staminodial entwickelt, oder nur zwei Glieder fruchtbar. Germen frei vom Kelch; Ovarien $G(\overline{2})$ mit vollständig durch Längsscheidewand getrenntem vorderen und hinteren Fach, in jedem Fach nur je eine oder je zwei nebeneinander gestellte anatrope Samenknospen; (Ausnahme: Germen einfächerig, Samenknospe 1: *Globularinae* unter Ordnung 22).

22. Selagineae. Blüthen in trauben-, ähren- oder kopfförmigen Inflorescenzen. Germen ein- oder zweifächerig mit je einer hängenden Samenknospe in dem Fach. Embryo gerade, mitten im Endosperm liegend, seine Radicula in den Achänen nach oben gewendet. (Kräuter oder Halbsträucher mit zerstreuten Blättern).

Unterordnungen, von anderen Autoren als eigene Ordnungen aufgefasst:

1. *Selaginae:* Germen zweifächerig; Frucht in zwei Achänen zerfallend.
2. *Globularinae:* Germen einfächerig; Frucht ein einsamiges Achän.

23. Myoporaceae. Blüthen meist einzeln achselständig. Germen zweifächerig, seltener jedes der beiden Fächer noch einmal durch eine unvollständige Scheidewand secundär gefächert, in jedem Fach zwei collaterale hängende Samenknospen (ausnahmsweise 4—8 paarweise über einander hängend, als Uebergang zu Klasse V). Embryo gerade in sehr wenig oder verschwindendem Endosperm, mit nach oben gerichteter Radicula. (Sträucher und Halbsträucher mit meistens zerstreuten, drüsigen Blättern).

24. Verbenaceae. Blüthen in Aehren, Dolden, Trauben oder achselständigen Cymen (Dichasien). Germen äusserlich ungetheilt, 2—4 fächerig, in jedem Fach eine einzelne oder zwei collaterale, aufrechte oder aufsteigende Samenknospen, zwischen welchen vielfach eine falsche (median gestellte) Scheidewand das Fach durchsetzt. Embryo gerade, ohne Endosperm oder mit wenig

E. das Fach der beeren- oder steinkernartigen Frucht ausfüllend, seine Radicula nach unten gewendet. (Holzpflanzen oder Kräuter mit gegenständigen Blättern.)

25. Salviaceae. *(Labiatae, Lamiaceae* der Autoren). Blüthen in achselständigen, 1—∞ blüthigen Cymen (Dichasien, Verticillastren) zu grösseren Blüthenständen (Thyrsus) vereinigt. Germen in jedem, zwei aufrechte Samenknospen enthaltenden Fache durch eine median gestellte Scheidewand getheilt, zwischen diesen 4 Wänden um die Samenknospen herum auch äusserlich vierlappig, mit einem unten aus dem Centrum dieser vier Fächer hervorkommenden Stylus. Embryo gerade oder wenig gekrümmt, ohne Endosperm das einzelne Achän füllend, seine Radicula nach unten gewendet. (Kräuter, Halbsträucher, Sträucher mit gegenständigen Blättern).

Klasse VII: **Rotatae.** *(Tubiflorae* Bartl, Ordin. natur. p. 187—198). Blüthen aktinomorph, ausnahmsweise in der Ausbildung des Perianths zygomorph, fast stets pentamer. Kelch gamo-oder chorisepal; Corolle rad-, teller-, trichter- oder glockenförmig, oft mit gefalteter Präfloration und sich deckenden oder gedrehten Limbussegmenten. Andröceum der Corolle isomer, aus einem in allen Gliedern fruchtbaren Cyklus, mit dem Limbus der Corolle in Alternanz. Germen aus $(\underline{2})$, seltener 3—5 völlig synkarpen Ovarien mit an centraler Säule befestigten hemitropen oder anatropen Samenknospen und gemeinsamem Stylus. Embryo gerade, gekrümmt oder eingerollt. Blätter fast stets zerstreut.

Bei den Hydrophyllaceen ist parietale Placentation, wodurch diese Klasse der folgenden, z. B. der Ordnung Gentianeen, genähert wird; bei der Unterabtheilung Hydroleen jener Ordnung, und bei den Dichondreen aus der Ordnung Convolvulaceen, sind sogar mehrere getrennte Stylen vorhanden, so dass auch dieser Unterschied gegen die folgende Klasse ebenso wenig wie die Präfloration der Corolle durchgreift. Dennoch, wie schon Bartling als Schöpfer dieser Klasse hervorgehoben hat, erscheint sie als Mittelklasse zwischen den Personaten und Labiaten einer — und den Contorten andererseits nicht nur systematisch nöthig, sondern auch mit einer gewissen Natürlichkeit; an die Personaten schliesst sie sich durch die Solanaceen, besonders Trib. Cestreen. sehr eng an, weniger eng durch die Boragineen mit ihrer den Salviaceen sehr ähnlichen Fruchtbildung an die Labiaten.

26. Boragineae *(Asperifoliae* vieler Autoren). Corolle häufig am Schlunde mit Schwielen, Haaren, Schüppchen oder im Innern mit staminodialen Fäden versehen. Ovarien $(\underline{2})$, durch secundäre Scheidewandbildung je in zwei, eine einzige central befestigte Samenknospe enthaltende Fächer zerfallend, welche auf centraler Stylus-Säule angeheftet stehen. Frucht aus vier, oft paarweise zusammenhängenden Achänen (Nuculi) zusammengesetzt; Embryo gerade; Endosperm gering oder fehlend. (Kräuter, Halbsträucher, Bäume).

27. Hydrophyllaceae. Corolle mit freiem Schlunde oder mit antipetalen Schuppen; Ovarien $(\underline{2})$, Germen einfächerig oder unvollkommen zweifächerig mit zwei rechts und links von der Medianlinie stehenden parietalen Placenten, in Unterordnung 2. zweifächerig; wenige oder zahlreiche hemitrope Samenknospen. Embryo gerade im Endosperm liegend. (Kräuter).

Unterordnungen, vielfach als eigene Ordnungen geltend:

1. *Hydrophyllinae:* Placenten parietal; Stylus 1, oben in 2 Stigmen auslaufend.
2. *Hydrolinae:* Placenten central; Stylen 2, bis zum Germen getrennt.

28. Polemoniaceae. Corolle mit gedrehter Präfloration des Limbus, im Schlunde nackt. Ovarien (3), ein dreifächeriges Germen mit je 2—∞ hemitropen Samenknospen in den Winkeln der Fächer bildend. Embryo gerade in

der Achse des Endosperms; Nabel der Samen oft in der Mitte von der Radicula entfernt. (Kräuter, selten Halbsträucher.)

29. Convolvulaceae. Corolle mit gefaltet-gedrehter Präfloration des Limbus, im Schlunde nackt, (in der Unterordnung *Dichondrinae* mit klappiger Präfloration). Ovarien (2), seltener (3) bis (5) mit einer der Zahl der Ovarien entsprechenden Fachzahl, einem einzigen oder zwei bis zum Grunde getrennten Stylen *(Dichondrinae)*; Samenknospen in der Regel 2 (seltener 1—4) in jedem Fach, anatrop. Embryo gekrümmt mit gefalteten Kotyledonen im Endosperm. (Kräuter oder Holzpflanzen, oft windend.)

30. Nolanaceae. Corolle mit gefaltet-gedrehter Präfloration. Germen fünflappig, aus meistens 5 Ovarien mit je einer (2—4?) Samenknospen bestehend, central an eine aus gemeinsamem Grunde aufsteigende Stylus-Säule angeheftet. Langgestreckter, spiral- oder ringförmig eingerollter Embryo im Endosperm. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

Kleine Ordnung, welche wegen des Embryos den Convolvulaceen oder Solanaceen, aber wegen der Styleninsertion auf mehrlappigem Germen mit nussartig auswachsenden einzelnen Carpellen den Boragineen verwandt ist.

31. Solanaceae. Corolle mit gefalteter, gedrehter, induplicirter oder einfach gedeckter Präfloration, im Schlunde nackt. Ovarien (2), ein vollständig zwei- oder durch falsche Scheidewandbildung vierfächeriges Germen bildend, mit ∞ amphitropen oder fast anatropen Samenknospen an den Centralplacenten jedes Faches. Frucht eine Kapsel oder Beere; Samen mit Endosperm.

Unterordnungen nach der wechselnden Form des Embryos:

1. *Solaninae:* Embryo gekrümmt oder ringförmig gebogen.
2. *Cestrinae:* Embryo gerade. — Anschluss an die Tribus Verbasceen der Scrophulariaceen.

Klasse VIII: **Contortae.** (Bartl., Ordin. nat. plant., pag. 198). Blüthen aktinomorph, meistens pentamer. Kelch meist bis zum Grunde getheilt; Corolle lang röhren-, teller- oder trichterförmig mit fast immer gedrehter Präfloration des Limbus. Andröceum der Corolle isomer, aus einem in allen Gliedern fruchtbaren alternirenden Cyklus. Germen aus zwei, von einander im Fruchtzustande oder schon in der Blüthe freien (apokarpen) Ovarien, oder verwachsen aber mit bis zum Germen getrennten Stylen und parietalen Placenten, selten mehrfächerig mit einheitlichem Stylus: *Loganiaceae.* Embryo niemals gekrümmt oder eingerollt. Blätter gegenständig.

32. Gentianaceae. Staminen von einander frei, einzeln im Corollentubus inserirt. Germen synkarp, einfächerig mit parietaler Placentation, seltener durch Zusammenstossen der Dissepimente unvollkommen zweifächerig mit vier Placenten, jedes Ovar in einen kurzen mit dem andern zusammenhängenden Stylus auslaufend. Kapsel zweiklappig mit ∞ Samen an den Klappenrändern. (Kräuter, selten Holzpflanzen.)

33. Asclepiadineae. Staminen unter sich in ein gemeinsames Gynostemium verwachsen (Ausnahme: *Periploca)*, die introrsen Antheren durch eine Längsspalte geöffnet und wachsartige Pollinarien entlassend (siehe Figur 18 in der Morphologie der Phanerog., Band I, pag. 676). Germen aus zwei apokarp neben einander stehenden Ovarien, jedes in einen eigenen Stylus auslaufend, aber mit gemeinsamem Stigma; Samenknospen ∞ an der Bauchnaht der Ovarien hängend. Frucht aus zwei (oder durch Abortus einer) Balgkapseln bestehend. (Succulente, holzige Pflanzen, meistens mit Milchsaft.)

34. Apocynaceae. Staminen frei oder zuweilen durch Druck etwas an

einander hängend. Germen aus zwei völlig apokarp oder mehr weniger synkarp neben einander stehenden Ovarien, mit einzigem die Ovarien zusammenhaltenden Stylus und ringförmigen Stigma. Frucht zwei getrennte Balgkapseln, oder beerenartig. (Bäume, Sträucher, Kräuter; vielfach mit Milchsaft.)

35. Loganiaceae. Blüthen 4- oder 5-gliedrig; Kelch chori- oder gamosepal; Corolle mit klappiger, oder gedrehter Präfloration. Staminen frei in dem Corollentubus inserirt. Germen dem der Rubiaceen (Ordnung 8) entsprechend, aber oberständig: Ovarien synkarp mit zwei Fächern, durch neue Scheidewandbildung oft in vier Fächer zerfallend, mit 1—∞ Samenknospen in jedem Fach. (Holzpflanzen, seltener Kräuter.)

Diese Ordnung hat directe Verwandtschaft und Anschluss an die Rubiaceen, welche wegen ihres unterständigen Germens zu der ersten Division der Gamopetalen gehören.

Klasse IX: **Diandrae.** Blüthen aktinomorph, tetramer oder pentamer. Kelch kurzröhrig, gezähnt oder gespalten; Corolle oft tellerförmig mit deckender oder klappiger Präfloration des Limbus. Andröceum heteromer aus nur zwei im Corollentubus inserirten Gliedern bestehend, (im Falle des Abortus der Corolle hypogyn). Germen aus zwei synkarpen Ovarien, zweifächerig mit 1—2 anatropen Samenknospen in jedem Fach; die Fächer mit dem Staminalcyklus in Alternanz. Embryo gerade. Blätter gegenständig.

Diese Klasse, welche durch A2 sich von der vorigen Klasse $K5\,\underline{C(5)\,A5}\,G(\underline{2})$ bestimmt unterscheidet, bietet durch die grosse Verwandtschaft mit den Salvadoraceen, deren Blüthenplan dennoch durch die Formel $K4\,C4\,A4\,G(\underline{2})$ als ein stark verschiedener hervortritt, ebenso mit den Ilicineen etc., einen directen Anschluss dieser Gamopetalen an die discifloren Choripetalen.

36. Jasminaceae. Blüthen meistens pentamer (5—8 gliedrig). Präfloration des Corollenlimbus sich deckend. Samenknospen zu 1—2 in jedem Fach, aufsteigend. Samen zur Reife fast ohne Endosperm; Radicula des Embryos nach unten gerichtet. (Meist windende, schlingende Sträucher.)

37. Oleaceae. Blüthen tetramer. Präfloration des Corollenlimbus klappig; (zuweilen entsteht hier durch Abortus der Corolle Apetalie, verbunden mit Polygamie). Samenknospen zu 2 in jedem Fach, collateral am Gipfel der Scheidewand hängend. Samen mit reichem Endosperm; Radicula nach oben gewendet. (Bäume oder Gesträuche.)

(?) 38. Plantagineae. Blüthen aktinomorph tetramer: $K(4)\,\underline{C(4)\,A4}\,G(\underline{2})$ als gewöhnliche Diagrammformel, zuweilen diklin Corolle röhrig, trockenhäutig welkend, ihre Zipfel imbricativ sich deckend. Germen zweifächerig mit 1—∞ Samenknospen in jedem Fach, ausnahmsweise mehrfächerig oder durch Abortus einfächerig mit einer aufrechten Samenknospe, die centralen, scheidewandbildenden Placenten dick fleischig und einer freien Centralplacente ähnlich. Samen schildförmig mit geradem Embryo im Endosperm. (Kräuter.)

Divisio C. Gamopetalae antistemones.

Perianth dicyklisch 4 oder 5 gliedrig, aktinomorph; Kelch gamosepal oder freiblätterig, frei vom Germen (Ausnahmen: *Samoleae, Maeseae, Styracineae, Vaccinieae*); Corolle gamopetal (Ausnahme: *Pyrolaceae*) mit hypo- oder perigyner Insertion. Andröceum monocyklisch mit antipetalen auf der Corolle selbst inserirten Gliedern, oder dicyklisch und dabei entweder in dem Corollentubus oder frei auf einem perigynen Discus inserirt, seine Cyklen der Corolle stets isomer; es hat also in allen Fällen die gamopetale Corolle einen Staminalcyklus sich gegenüberstehen, der oft der einzige fruchtbare, zuweilen aber staminodial ist; Antheren frei. Ovarien am häufigsten der Corolle isomer, (4) oder (5) synkarp, ein 1 bis mehrfächeriges oberständiges (nur ausnahmsweise untersändiges) Germen bildend mit centraler Placentation und fast immer ∞ Samenknospen (Ausnahme: *Plumbagineae*).

Diese Division bildet nach der Stellung der Ovarien zu der Corolle zwei Gruppen:

a) Ovarien mit der Corolle in Alternanz (antisepal!); Andröceum haplo- oder diplostemon, im Falle eines Cyklus der Corolle meist opponirt: Klasse X und XI. — Vergleiche zu Klasse X das Diagramm in Bd. I, pag. 702! Fig. 26, I (*Statice*).

b) Ovarien der Corolle gegenüberstehend (antipetal!); Andröceum obdiplostemon: Klasse XII.

Klasse X: **Primuloideae.** Blüthen monoklin. Corolle gamopetal, zuweilen nur sehr kurz an der Basis verwachsen und fast choripetal. Andröceum monocyklisch, (oder dicyklisch mit zweitem staminodialen Kreise); die Staminen hypogyn oder in der Corolle inserirt und deren Limbus gegenüberstehend (epipetal und zugleich antipetal!) Germen oberständig (ausnahmsweise bei den Myrsinaceen—Maeseen unterständig) einfächerig, mit einzelner oder vielen an freier centraler Placente befestigten anatropen oder amphitropen Samenknospen; Ovarien antisepal. Blätter meist zerstreut.

39. Plumbagineae. Kelch gamosepal; Corolle hoch gamopetal oder fast choripetal. Andröceum monocyklisch antipetal, in den gamopetalen Gattungen auf einem hypogynen Discus stehend, in den fast freiblättrigen auf dem Grunde der Petalen. Germen oberständig einfächerig mit einer einzelnen hängenden, im Grunde entspringenden Samenknospe; Stylen 5, frei. Einsamiges Achänium oder fünfklappige einsamige Kapsel; Samen mit mehlhaltigem Endosperm. (Kräuter oder Halbsträucher.)

40. Primulaceae. Corolle gamopetal (ausnahmsweise choripetal oder fehlend). Andröceum antipetal und epipetal, zuweilen mit alternirenden Staminodien. Germen oberständig mit zahlreichen amphitropen, an freier Centralplacente befestigten Samenknospen; Stylus einfach mit kopfförmigem Stigma. Vielsamige Kapsel; Samen mit eiweisshaltigem Endosperm. (Kräuter.)

41. Myrsinaceae. Wie die Primulaceen, aber Germen ober- oder unterständig; Frucht beeren- oder steinfruchtartig, mit wenigen oder durch Abortus einzigem Samen. (Niedere oder hohe Holzpflanzen.)

Klasse XI: **Styracoideae.** Corolle gamopetal. Andröceum in einem oder mehreren fruchtbaren Cyklen, zuweilen durch Chorise vielgliedrig, in der Corolle oder an deren Grunde auf hypogynem Discus inserirt. Germen ober- oder bei den Styraceen halb-unterständig, mehrfächerig mit centraler Placentation; Ovarien antisepal. Samenknospen je 1, 2 oder wenige in den Fächern, anatrop. Blätter zerstreut.

42. Sapotaceae. Blüthen monoklin. Andröceum mit epipetaler Insertion. Mehrfächeriges Germen oberständig mit je einer einzigen, aus dem centralen Winkel der Fächer aufsteigenden Samenknospe. Radicula im Samen abwärts gerichtet. (Niedere oder hohe Holzpflanzen mit Milchsaft.)

43. Diospyraceae (=Ebenaceae Aut.) Blüthen häufig diklin. Andröceum im Grunde der Corolle inserirt, oder frei von derselben hypogyn. Mehr-

fächeriges Germen oberständig mit je zwei, oft durch eine falsche Scheidewand von einander getrennten, von dem oberen centralen Winkel der Fächer herabhängenden Samenknospen. Radicula im Samen aufwärts gerichtet. (Sträucher oder Bäume ohne Milchsaft.)

44. Styracineae. Blüthen meist monoklin. Corolle kurz gamopetal, zuweilen fast vielblättrig. Andröceum am Corollengrunde inserirt, getrennt oder monadelphisch, einfach dicyklisch oder in durch Chorise zahlreichen Gliedern. Germen halb- oder fast ganz unterständig mit je einer bis wenigen hängenden, abstehenden oder aufgerichteten Samenknospen in jedem Fach. Frucht saftig, fast immer einfächerig durch Abortus. (Bäume oder Sträucher ohne Milchsaft.)

Für diese Ordnung finden sich mehrere Hinweise auf nahe verwandtschaftliche Beziehungen zu einigen choripetalen Gruppen; besonders wird unter den Calycifloren auf die Philadelpheen und durch die Lecythidee Napoleona auf die Myrtaceen hingewiesen (ENDLICHER, DECAISNE), weniger auf die durch oberständiges Germen ausserdem geschiedenen Ternstroemiaceen. — In der ganzen Division von antistemonen Gamopetalen ist diese Ordnung durch die Neigung zur Unterständigkeit des Germen abweichend, und bei *Symplocos* u. a. sind die den gespaltenen Staminalbündeln der Myrtaceen nicht unähnlichen fünf Bündel des Andröceums mit der Corolle in Alternanz statt in Opposition.

Klasse XII: **Bicornes.** Blüthen monoklin. Corolle gamopetal, (selten choripetal: Pyrolaceae). Andröceum obdiplostemon, also aus zwei Cyklen gebildet, von welchen der äussere antipetal gestellt ist, seltener monocyklisch mit alternipetalen Gliedern; Antheren sehr häufig mit Poren oder Längsspalten am Gipfel aufspringend; Staminalinsertion seltener in dem Corollentubus, häufiger frei von der Corolle hypogyn oder auf hypogynem Discus. Germen oberständig (unterständig bei den Vaccinien), mehrfächerig mit centraler Placentation; Stylus einfach; Samenknospen meist sehr zahlreich in den Fächern, anatrop oder amphitrop. Blätter fast stets zerstreut.

45. Epacridineae. Corolle gamopetal. Andröceum monocyklisch mit der Corolle in Alternanz, im Corollentubus oder hypogyn inserirt; Antheren dorsifix, die zwei Fächer parallel mit gemeinsamer Spalte aufspringend, ohne Anhängsel. Germen frei auf einem Discus inserirt, mit je einer oder ∞ Samenknospen in jedem Fach. Embryo lang und gerade in fleischigem Endosperm. (Niedere Holzpflanzen.)

46. Diapensiaceae. Corolle gamopetal. Andröceum monocyklisch mit der Corolle in Alternanz, oder ausser dem fruchtbaren Cyklus mit antipetalen Staminodien, epipetal inserirt; Antheren ohne Anhängsel mit getrennten Fächern. Germen frei ohne Discus, dreifächerig mit ∞ Samenknospen. Kurzer Embryo in starker Endospermmasse. (Halbsträucher.)

47. Ericaceae. Corolle gamopetal. Andröceum dicyklisch obdiplostemon, seltener durch Abortus der antipetalen Staminen monocyklisch, auf einem Discus am Grunde der Corolle inserirt; Antheren basifix mit getrennten, an der Spitze durch Poren oder durch eine kurze Spalte aufspringenden Antheren, jedes Fach an der Spitze oder am Rücken durch ein hornartiges Anhängsel begrannt oder seltener glatt. Embryo gerade inmitten eines fleischigen Endosperms. (Sträucher oder Halbsträucher.)

Unterordnungen, häufig als eigene Ordnungen aufgefasst:

1. *Vaccininae*; Germen unterständig; Frucht eine Beere.

2. *Ericinae*: Germen oberständig auf hypogynem Discus; Frucht meist Kapsel, selten Beere.

48. Pyrolaceae. Corolle choripetal. Andröceum dicyklisch, auf hypogynem Discus oder Drüsen inserirt; Antheren mit Gipfelporen oder Längsspalten sich öffnend, ohne Anhängsel. Kapsel 3—5 fächerig mit dickfleischigen, in der Achse oberwärts sich trennenden Placenten, vielsamig; Samen klein mit sackförmiger Testa und öligem Endosperm; Embryo wenigzellig ohne entwickelte Kotyledonen. (Stauden, vielfach parasitisch.)

Unterordnungen:

1. *Pyrolinae*: Antheren mit Gipfelporen; Blätter entwickelt mit Chlorophyll.
2. *Monotropinae*: Antheren mit Längsspalten; Blätter rudimentär chlorophyllos.

Bentham und Hooker verbinden die *Pyrolinae* als Tribus mit den Ericaceen und constituiren die *Monotropinae* als eigene Ordnung; dem widerspricht der gleiche Bau des Embryos bei beiden als wichtigstes, sie gemeinsam von den Ericaceen ebenso wie die choripetale Corolle auszeichnendes Merkmal.

49. Lennoaceae. Corolle gamopetal. Andröceum monocyklisch mit der Corolle in Alternanz, im Tubus inserirt; Antheren ohne Anhängsel. Ovarien 10—14 um eine dickfleischige Achse gestellt, durch falsche Scheidewand zweigetheilt mit je einer Samenknospe in den Halbfächern. Frucht in einsamige Steinkerne zerfallend mit kleinen dünnschaligen Samen; Embryo wenigzellig ohne entwickelte Kotyledonen. Parasitische, chlorophylllose Stauden.)

Divisio D. Calyciflorae choripetalae.

Blüthen monoklin, selten durch Abortus diklin. Perianth dicyklisch, meist 4- oder 5-gliedrig, aktinomorph oder (in Klasse XVI) zygomorph, in Klasse XVIII spiroidisch. Kelch gamosepal: der verwachsene Grund seiner Blätter einen hohlen Becher, Rohr, oder Scheibe bildend oder mit einem drüsigen Discus durch Verwachsung ausgekleidet, in seinem verwachsenen Tubus entweder mit dem Germen verwachsen oder völlig frei von demselben, am Rande seines Limbus oder im Innern des Bechers die choripetale Corolle und das Andröceum tragend. A4—∞, die gleiche, häufig die doppelte, seltener die vielfache Zahl der Petalen bildend; die Staminen frei von der Corolle mit epigyner oder perigyner Insertion. Ovarien 1—∞, nur in wenigen Ordnungen der Corolle isomer, apokarp oder synkarp; im Falle der Synkarpie das Germen theils unter-, theils oberständig.

Die Ober- oder Unterständigkeit des Germen lässt sich in dieser Division durchaus nicht zur Bildung der Unterabtheilungen verwenden, schwankt im Gegentheil oft bei nahe verwandten Ordnungen (Saxifrageen, Crassulaceen). Aus der Zahl und Stellung der Ovarien und Staminen ergiebt sich folgende kurze Uebersicht, worin n den Blüthennumerus ausdrückt:

a) A n oder n + n obdiplostemon; Kelchrohr oder Becher in seiner ganzen Länge mit dem Germen verwachsen, selten über dasselbe hervorragend; Ovarien 2 — n: Klasse XIII und XIV.

b) A n + n diplostemon, oder A∞; Kelchrohr einen hohlen Becher oder Scheibe bildend, (höchst selten mit dem Germen verwachsen: *Pyrinae* unter den Rosaceen); G 1, oder G∞ apokarp, selten G n synkarp: Klasse XV und XVI.

c) A n + n diplostemon, oder A n^{∞} oder A∞ oder A n; Kelchrohr lang, frei oder mit dem Germen verwachsen, aber in der Regel lang darüber hinausgeführt und oberwärts Petalen und Staminen tragend (vergl. Fig. 25 auf pag. 350); G(3) oder(4) oder(5) synkarp: Klasse XVII, XVIII, XIX.

Bei den Cucurbitaceen ist die Corolle noch vielfach gamopetal und tritt daher in ihrem Charakter zu den Ordnungen der ersten Division.

Klasse XIII: **Umbellatae.** ⊕ ☿ K(n) Cn An $G(\overline{2})$ oder $(\overline{n})$, n = 5 oder 4, seltener eine höhere Zahl. Der gamosepale Kelch in der ganzen Länge seines Tubus mit dem unterständigen, vollkommen gefächerten Germen verwachsen, über demselben in kurze freie Zipfel auslaufend; Corolle und das gleichzählige Andröceum epigyn. Fächer des Germen mit je einer hängenden anatropen Samenknospe. Eiweisshaltiges Endosperm reichlich den meist kleinen Embryo mit aufwärts gerichteter Radicula umgebend und einschliessend. Blüthenstände Dolden, oder kopfartig gedrängte Aehren im Falle stielloser Blüthen, seltener Thyrsus.

50. Cornaceae. Blüthen vierzählig. Stylus einfach. Frucht eine 2- oder durch Abortus 1-fächerige Steinbeere. (Sträucher, sehr selten Stauden, mit gegenständigen Blättern.)

Anschluss der Ordnung ausserdem an die Ordnung 7 (Loniceraceen) der dritten Klasse unter den Gamopetalen.

51. Araliaceae. Blüthen fünfzählig oder in höherer Gliederzahl häufig zehnzählig. Germen aus 2, oder häufiger einer grösseren (den Petalen entsprechenden) Zahl von Ovarien gebildet; Stylen 2 — n. Frucht eine 2 - bis vielfächerige Beere oder Steinfrucht. (Holzpflanzen, vielfach kletternd, seltener grosse Stauden, mit zerstreuten Blättern.)

52. Apiaceae. *(Umbelliferae* der Autoren.) Blüthen fünfzählig. Germen aus 2 durch ein Stylopodium gekrönten Ovarien gebildet, mit 2 getrennten Stylen. Frucht ein bei der Reife in die zwei Theilhälften zerfallendes Doppelachänium. (Kräuter, sehr selten verholzend, mit zerstreuten Blättern.)

Klasse XIV. **Corniculatae.** ⊕ ☿ K(n) Cn $A \| n + n$ $G\text{-}(2)\text{-}$ bis $\underline{n}$ oder An, n fast immer = 5. Der gamosepale Kelch einen kurzen, oft scheibenartigen (bei *Ribes* zuweilen einen langen) Tubus bildend, welcher mit den 2 bis n Ovarien im Falle deren Synkarpie am Grunde halb, oder bis oben hin verwachsen ist, im Falle der Apokarpie der Ovarien völlig frei bleibt; in der Apo- und Synkarpie der Ovarien herrscht grosse Mannigfaltigkeit, doch bleibt deren Obertheil, und wenigstens die spreizenden Stylen selbst, unverwachsen. Andröceum im Falle von zwei entwickelten Cyklen obdiplostemon, bei einem Cyklus mit der Corolle in Alternanz. Die Ovarien stehen im Falle der Isomerie mit der Corolle antipetal, sind aber bei vielen Ordnungen nur zweizählig. Samen mit oder ohne Endosperm. Blüthenstände häufig cymös, seltener botrytisch. Blätter meistens zerstreut.

53. Hamamelideae. Blüthen monoklin oder durch Abortus diklin. Corolle durch Abortus häufig fehlend, sonst 4—5 perigyne Petalen. Andröceum bei vorhandener Corolle dicyklisch, mit einem der Corolle gegenüberstehenden fruchtbaren Cyklus, bei fehlender Corolle A∞. Germen halbunterständig zweifächerig mit zwei getrennten Stylen, in jedem Fach eine oder mehrere hängende Samenknospen. Kapsel, sich mit zwei zweispaltigen Klappen am Gipfel öffnend; Embryo gerade in der Achse eines eiweisshaltigen Endosperms. (Bäume oder Sträucher.)

Eine durch mannigfache Blüthenabweichungen abnorme Ordnung, welche unzweifelhaft eine Mittelstellung zwischen der XIII. und XIV. Klasse einnimmt, der ersteren sich durch die Ovarien mit nur einer (oder wenigen, davon einer fruchtbaren) hängenden Samenknospe anschliesst, der letzteren durch das Oeffnen der halbunterständigen oder gar oberständig werdenden Kapsel. Aehnliches gilt von der folgenden Ordnung.

54. Bruniaceae. Blüthen in Aehren oder Köpfen. Kelch mit seinem Tubus dem Germen in der ganzen Länge angewachsen, die 4—5 Petalen oben auf dem frei werdenden Rande tragend. Staminen der Corolle gleichzählig. Germen halb- oder ganz unterständig, meistens zweifächerig mit je einer oder zwei collateralen Samenknospen in jedem Fach. Frucht einsamig oder wie bei den Hamamelideen. (Sträucher oder Halbsträucher.)

55. Ribesiaceae. Blüthen in Trauben (oder einzeln). K(5) C5 A5 $G(\overline{2})$, seltener 4-zählig. Germen vollkommen unterständig, einfächerig, mit zwei parietalen, die ∞ Samenknospen tragenden Placenten. Beerenfrüchte; Samen mit reichem eiweisshaltigen Endosperm und kleinem Embryo, (Sträucher.)

Obgleich diese Ordnung der Unterordnung *Escalloninae* unter den Saxifragaceen nahesteht, ist sie dennoch als eigene aufzuführen und tritt sogar durch mehrere Eigenschaften, wie durch das bei *Ribes aureum* u. a. Arten lang über das unterständige Germen vorgezogene Kelchrohr, auf dessen Rande hoch oben wie bei den Combretaceen Corolle und Andröceum inserirt sind, aus diesem Verwandtschaftskreise heraus.

56. Saxifragaceae. Blüthenstände cymös oder botrytisch; Blüthen in der Regel fünfzählig. Kelchtubus in seiner (oft geringen) Länge mit dem Germen verwachsen, an seinem Rande auf fleischigem Discus die Corolle und einen, oder zwei obdiplostemone Staminalcyklen inserirend. Ovarien meistens zwei, (seltener 3—5), bei lang an sie angewachsenem Kelchtubus ein völlig unterständiges, bei kürzerem Tubus ein nur halb- oder kaum unterständiges Germen bildend, oberwärts frei mit gespreizten Stylen, unterhalb synkarp, ein- bis zweifächerig mit zahlreichen Samenknospen. Kapselfrüchte, an den inneren Rändern des Obertheils aufspringend; Samen mit geradem Embryo in der Achse eines eiweisshaltigen starken Endosperms. (Sträucher oder Kräuter.)

Unterordnungen, vielfach als eigene Ordnungen geltend:

1. *Saxifraginae:* Andröceum obdiplostemon, epigyn oder hoch perigyn.
2. *Parnassiae:* ein fruchtbarer Staminalcyklus mit einem staminodialen, Drüsen tragenden in Alternanz, hoch oder tief epigyn. — (Anschluss an die *Droseraceae* unter den choripetalen Thalamifloren.)
3. *Cunoninae:* Blätter gegenständig. Andröceum perigyn meist monocyklisch.
4. *Hydranginae:* Blätter gegenständig. Andröceum epigyn obdiplostemon.
5. *Escalloninae:* Blätter spiroidisch gestellt. Andröceum epigyn, seltener perigyn, monocyklisch. (Anschluss an die *Ribesiaceae.*)
6. *Francoinae:* Blätter in Grundrosette. Blüthen vierzählig. Zwei fruchtbare Staminalcyklen mit ebensovielen Staminodien in Alternanz. Germen oberständig vierfächerig.

57. Brexiaceae. Blüthen fünfzählig vom Bau der tief perigynen Saxifragaceen (Unterordng. 2 oder 6!); unterscheiden sich durch das aus einem fruchtbaren und einem staminodialen Cyklus bestehende, am Grunde schwach monadelphische Andröceum (ähnlich *Parnassia!),* durch 5 antipetale bis oben verwachsene Ovarien, und durch geraden Embryo ohne Endosperm. (Bäume und Sträucher.)

58. Cephalotaceae. Blüthen in ährenartigem Thyrsus. Kelch 6-spaltig, Corolle durch Abortus fehlend. Andröceum dicyklisch, die 6 alternisepalen Glieder länger und früher sich öffnend als die 6 antisepalen; (die

längeren Glieder würden, wie bei den Crassulaceen, der Corolle gegenüber stehen); Ovarien 6 alternisepal, frei von einander aber in einem dichten Cyklus zusammengedrängt, in jedem nur eine aufrechte Samenknospe. Samen mit Endosperm. (Stauden mit insectivoren Blättern; vergl. Bd. I, pag. 119 dieses »Handbuches«).

59. Crassulaceae. Blüthen in Wickeln oder botrytischen Inflorescenzen, nach sehr wechselnder, aber in derselben Blüthe stets scharf bis zum Gynäceum durchgeführter Blüthenzahl aufgebaut: K(n) Cn A ‖ n + n G$\underline{n}$, zuweilen durch Abortus nur An, sonst A obdiplostemon. Ovarien in einen der Corolle gleichzähligen Cyklus zusammengestellt, antipetal, von einander völlig oder wenigstens in den Obertheilen getrennt, mit 2 Reihen Samenknospen an den Bauchnähten. Frucht aus getrennt aufspringenden vielsamigen Balgkapseln bestehend; Embryo gerade ohne Endosperm. (Kräuter oder unten verholzende strauchartige Pflanzen mit dickfleischigen Blättern).

60. Platanaceae. Blüthen diklin mit Rudimenten vom fehlenden Geschlechte, 3- oder 4-zählig, in eingeschlechtigen Kopf-Inflorescenzen, am Grunde von Deckblättern umhüllt. Kelch und Corolle rudimentär schuppenförmig; Sepalen schuppenartig mit behaarten Spitzen, Petalen kleiner, dick und haarlos. Staminen 4 (oder 3) perigyn, mit der Corolle in Alternanz. Ovarien meist 4, apokarp antipetal auf einem Discus stehend, einfächerig in langen Stylus auslaufend mit einer einzigen hängenden Samenknospe. Embryo mit wenig oder keinem Endosperm, Radicula abwärts gerichtet. (Bäume mit abwechselnden Blättern.

Abweichende, in der systematischen Stellung verschieden gedeutete Ordnung, den Calycifloren ohne Zweifel zuzugesellen. SCHÖNLAND (ENGLER's botan. Jahrbücher, Bd. IV, pag. 308 folg. giebt ihr einen Platz unter den *Senticosae*, während die Verwandtschaft mit *Liquidambar* als anomaler Hamamelideen-Gattung und andere Rücksichten, zumal die von SCHÖNLAND geleugnete Apokarpie der Crassulaceen, es als zweckmässig erscheinen lassen, sie am Schluss der Corniculaten aufzuführen.

Klasse XV: **Senticosae.** (FRIES! — *Rosiflorae* vieler Autoren). ☿ ⊕, nur bei den Chrysobalaneen (↓), K(n) Cn A∞ G 1 bis ∞. Der gamosepale Kelch einen kurz scheibenförmigen, oder lang becherförmigen Tubus bildend, welcher (mit Ausnahme der Pomaceen!) von den Ovarien frei ist, und am Rande der Scheibe oder des Bechers hochperigyn die Corolle und Staminen trägt. Petalen meist 5, (bei der Tribus Sanguisorbeen durch Abortus fehlend). Staminen sehr selten dem Kelch isomer, meist durch Vervielfältigung der Cyklen ∞, am häufigsten 15, 20, 25. Ovarien selten 1, häufiger 5 — ∞, völlig apokarp mit end- oder seitenständigem Stylus, (bei den Pomaceen ein unterständiges 2- bis 5 fächeriges Germen bildend). Samenknospen anatrop. Samen mit geradem Embryo, grossen Kotyledonen, ohne Endosperm. Blätter fast stets zerstreut, mit Nebenblättern.

61. Rosaceae. ⊕. Ovarien 1 — ∞, welche in dem Falle der Einzahl zu nussartigen einsamigen Achänien heranreifen, in dem Falle der Mehrzahl apokarp oder synkarp zu Achänien, Fleischfrüchten oder Haufenbeeren sich ausbilden; Stylen im Falle der Mehrzahl der Ovarien getrennt. Radicula im Samen nach abwärts oder aufwärts gerichtet. (Niedere Bäume, Sträucher, Kräuter.)

Unterordnungen und Tribus, vielfach als eigene Ordnungen geltend:

1. *Pyrinae:* Ovarien 2—5 ein synkarpes, in den Kelchtubus eingesenktes Germen bildend, welches mit diesem zu Fleischfrüchten (»*Pomaceae*«) heranwächst.

2. *Rosae:* Ovarien ∞, apokarp, in einen tiefen, sich über ihnen zusammenschliessenden Kelchtubus eingesenkt, welcher nach der Befruchtung für sich allein fleischig auswächst.

3. *Dryadinae:* Ovarien ∞, 5 oder durch Abortus wenige, von dem scheibenförmigen Kelchtubus auf gewölbtem Torus getragen, apokarp. (Siehe Fig. 36.)

Tribus *Potentilleae:* Corolle vorhanden. G∞ zu Achänien oder Haufenbeeren auswachsend.

— *Sanguisorbeae:* Corolle meist abortirt. G 1—4 zu Achänien entwickelt.

— *Spiraeaceae:* Corolle vorhanden. G 5 zu Balgkapseln entwickelt.

62. Amygdalaceae. ⊕. Ovarium 1, frei im becherartigen Kelchtubus stehend mit zwei hängenden Samenknospen und endständigem Stylus, zu einer einsamigen Steinfrucht mit nach aufwärts gerichteter Radicula des Samens sich entwickelnd. (Bäume und Sträucher).

63. Chrysobalanaceae. (↓) oder ⊕. Ovarium 1, frei im becherartigen Kelchtubus stehend mit 2 aus dem Grunde aufsteigenden Samenknospen und seiten- oder fast grundständigem Stylus, zu einer durch Abortus einsamigen Steinfrucht mit nach abwärts gerichteter Radicula des Samens sich entwickelnd. (Bäume und Sträucher).

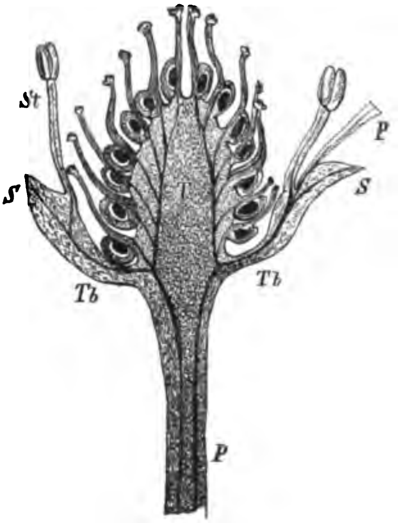


Fig. 36. (B. 534.)

Längsschnitt durch die Blüthe von *Potentilla inclinata;* P der Stiel, welcher sich schliesslich zu der die einzelnen Ovarien hoch übereinander tragenden Achse T erweitert; Tb der Kelchtubus, S dessen freie Zipfel, P die Basis eines Petals, St Staminen in ihrer calyciflorischen Insertion.

Klasse XVI: **Leguminosae.** ☿ (↓) oder seltener ⊕, K(n) Cn An + n $\underline{G1}$ mit n grösstentheils = 5 (bei den Mimosaceen auch = 4). Der gamosepale Kelch einen kürzeren oder längeren Tubus bildend, in dessen Grunde das einzige Ovar völlig frei von ihm, und perigynisch die Petalen und meist doppelt so viel Staminen inserirt stehen. Das Ovar mit endständigem Stylus median gestellt, mit einer grösseren Zahl anatroper oder amphitroper (selten 1) Samenknospen an den beiden nach oben gerichteten Placentarstreifen des Ovars, zuweilen mit falscher Längsscheidewand oder quergegliedert, zu einer »Hülse« (Legumen) heranreifend, welche bei den vielsamigen zweiklappig aufreisst. Same mit grossen, blattartigen Kotyledonen meist ohne Endosperm. Blätter zerstreut stehend mit Nebenblättern, in der Regel zusammengesetzt.

64. Mimosaceae. Blüthen ⊕ am häufigsten vierzählig nach der Formel K (4) C4 A4 + 4 oder A∞ $\underline{G1}$, seltener nur A4 und als Ausnahme mehrere apokarpe Ovarien (als Merkmal der Verbindung mit voriger Klasse!); Filamente frei oder monadelph. Embryo gerade. (Holzpflanzen, meist mit mehrfach gefiederten Blättern oder an deren Stelle Phyllodien.)

Hier schliesst, zumal an die abweichenden Gattungen mit mehreren Ovarien, zugleich die Ordnung der Connaraceen aus der Klasse *Terebinthinae* an.

65. Caesalpiniaceae. Blüthen (↓) fünfzählig nach der Formel K (5) C5 A5 + 5 $\underline{G1}$, mit Abweichungen in der Staminalzahl durch Abortus bis auf ein einziges Glied (vergl. Fig. 8, I: *Casparea,* auf pag. 244). Corolle mit aufsteigender Präfloration, das der Achse zugewendete unpaare obere Petalum

von den zwei seitlichen überdeckt. Filamente frei oder verwachsen. Embryo gerade, nicht selten mit Endosperm. (Holzpflanzen mit Fiederblättern).

66. Phaseolaceae (= *Papilionaceae* der Autoren). Blüthen (↓) fünfzählig nach der Formel K (5) C1:2:2 A (5+5) G1. Corolle mit absteigender Präfloration, das der Achse zugewendete unpaare obere Petalum die zwei seitlichen überdeckend, die paarigen unteren Petalen in der Regel in einen »Kiel« verwachsen. Filamente völlig monadelph, oder zu 9+1 verwachsen, oder (*Sophoreae*, siehe Fig. 8, II: *Edwardsia*, auf pag. 244) von einander getrennt. Embryo mit gekrümmter Radicula. (Bäume, Sträucher, Kräuter).

Klasse XVII: **Onagrariae.** (= *Myrtiflorae* vieler Autoren; *Salicariae*, *Myrti* und *Onagrariae* Juss). ☿ oder ausnahmsweise diklin, ⊕ oder selten (↓), ausnahmsweise durch Abortus apetal; Blüthen am häufigsten vierzählig, sonst 5- oder 6-zählig, auch 2-zählig. Der gamosepale Kelch bildet einen langen, nicht selten corollinisch gefärbten Tubus, welcher entweder dem Germen in seiner ganzen Länge angewachsen, oder über dem Germen noch als langes hohles Rohr fortgeführt, oder ganz frei vom Germen entwickelt ist, und hoch epigyn oder hoch perigyn Corolle und Andröceum trägt. Andröceum in einem, oder in zwei, seltener in mehreren der Corolle isomeren Cyklen in normaler Alternanz, seine Glieder im Falle eines Cyklus nicht selten durch Chorise zu polyandrischen Bündeln entwickelt. Germen je nach der Verwachsung mit dem Kelchtubus ober- oder häufiger unterständig, aus 2—5 Ovarien völlig synkarp mit durch Verwachsung einfachem Stylus, mehrfächerig; Placentation central. Früchte mehr- oder durch Abortus einsamig; Samen ohne Endosperm mit makroblastem Embryo. Blätter einfach, ohne Nebenblätter, meist gegenständig.

67. Lythraceae. Blüthen ⊕ oder (↓), vielfach sechszählig. Kelchtubus lang, frei vom Germen, hoch oben die Petalen und tief unten die Staminen tragend; Andröceum 1—3-cyklisch. Germen oberständig 2—6-fächerig, oder selten durch Verkümmerung der Scheidewände einfächerig. Kapselfrucht, vom stehenbleibenden Kelch getragen; Embryo gerade. (Bäume, Sträucher, Kräuter).

68. Oliniaceae. Blüthen ⊕, 4- oder 5-zählig. Kelchtubus langröhrig (siehe Fig. 25 auf pag. 350), unten mit dem Germen verwachsen, im Innern das Andröceum und hoch oben die Corolle tragend. Beere oder Steinfrucht, oben vom Kelchrande gekrönt, 2—5fächerig; Embryo gekrümmt oder spiralig eingerollt. (Niedere Bäume).

69. Myrtaceae. Blüthen ⊕, 4- oder 5-zählig. Kelchtubus glockig, fast in seiner ganzen Länge mit dem Germen verwachsen, über demselben auf einem Discus Corolle und Andröceum tragend. Staminen zahlreich, in 2-, 3- oder vielfacher Zahl der Petalen alle frei oder am Grunde monadelph, oder in der Corolle isomeren, durch Chorise polyandrischen Bündeln antipetal gestellt. Germen unterständig mehrfächerig mit kopfförmigem Stigma auf einfachem Stylus, zu Kapseln oder Beeren heranreifend. Embryo gerade, gekrümmt oder eingerollt. (Holzpflanzen mit ätherischen Oeldrüsen in den ganzrandigen Blättern).

70. Melastomaceae. Blüthen ⊕, 5- oder seltener 4-zählig. Kelchtubus glockig, mit dem Germen schwach, halb, oder fast ganz verwachsen, auf einem fleischigen Ringe am Limbus Corolle und Andröceum tragend. Staminen meistens in zwei Cyklen, der antipetale Cyklus häufig kleiner oder rudimentär; Filamente

getrennt, Antheren in Gipfelporen aufspringend. Germen mehr- bis vielfächerig mit kopfförmigem oder getheilten Stigma auf einfachem Stylus, zu Kapseln, Steinbeeren oder Beeren heranreifend. Embryo gerade oder gekrümmt. (Holzpflanzen oder Kräuter).

71. Jussieuaceae. (*Onagraceae* der Autoren, *Oenotheraceae*, *Epilobiaceae.*) Blüthen ⊕ nach der Formel $K(4)\,C4\,A4 + 4\,G(\bar{4})$, auch zweizählig. Kelchtubus mit dem Germen in dessen ganzer Länge verwachsen und über demselben als hohles Rohr lang vorgezogen, am Limbus Corolle und Andröceum tragend. Staminen in zwei gleichen, ausnahmsweise in einem Cyklus; Filamente frei, Antheren mit Längsspalten. Germen scharf unterständig, 2—4-fächerig, mit 2—4-theiligem Stigma auf einfachem Stylus. Vielsamige Kapseln, seltener Beeren; Embryo gerade. (Sträucher oder Kräuter).

72. Trapaceae. ⊕ $K(4)\,C4\,A4\,G$-(2)- vom Typus der vorigen Ordnung; aber die Frucht ist eine durch Abortus einsamige Nuss, gekrönt vom 4-dornigen Limbus des mit auswachsenden Kelches; Embryo mit einem dicken, stärkemehlhaltigen und einem zweiten ganz rudimentären Kotyledon. (schwimmende Wasserpflanzen).

Anschluss an die *Haloragideae* der nächsten Division.

73. Rhizophoraceae. ⊕ 4—12gliedrig vom Typus der Melastomaceen oder Jussieuaceen. Andröceum mit der Corolle auf einem Ringe zwischen Kelchtubus und Germen inserirt, meistens je 2 Staminen antipetal. Germen halb- oder ganz unterständig 2—4-fächerig, in den Fächern 2 collaterale hängende Samenknospen. Harte, durch Abortus einfächerig-einsamige Frucht mit langem, makropoden Embryo. (Niedere Bäume.)

74. Combretaceae. Blüthen ⊕, 4—5zählig, zuweilen durch Abortus apetal (alsdann Anschluss gewährend an die Daphnoideen der nächsten Division!). Kelchrohr mit dem Germen in dessen ganzer Länge verwachsen und über demselben als hohles Rohr vorgezogen, vom Typus der Jussieuaceen. Germen unterständig, durch Verkümmerung der Scheidewände einfächerig, mit 2 bis 4 hängenden Samenknospen. Steinfrucht, durch Abortus meist einsamig; Embryo gerade mit eingerollten Kotyledonen. (Bäume oder Sträucher).

Klasse XVIII: **Opuntiae.** (*Ficoïdeae* Aut.) ☿ ⊕ $K(4)$ oder (5) oder unbestimmt spiroidisch, $C\infty$, $A\infty$, $G(\bar{3})$ bis $(\bar{\infty})$. Corolle und Andröceum vielgliedrig, am Limbus oder im Innern des Kelchtubus inserirt. Germen durch Verwachsung mit dem Kelchrohr unterständig, mit der Zahl der Stigmen entsprechenden parietalen Placenten. Frucht vielsamig; Embryo gekrümmt, seltener gerade.

Diese Klasse schliesst sich, zumal in ihrer ersten Ordnung, durch den Samenbau und andere Beziehungen eng an die Cyclospermen (Division H) an, unterscheidet sich jedoch durch parietale Placentation von den eigentlichen Caryophyllinen genügend.

75. Mesembryaceae. Kelchlimbus 4—5theilig, von der Corolle scharf abgesetzt, mit sich deckender Präfloration. Ovarien 4—20 zum unterständigen gefächerten Germen verwachsen, die Placenten im Grunde jedes Faches parietal. Mehliges Endosperm. (Succulente Stauden, oft verholzend.)

76. Cactaceae. Kelchlimbus mit der Corolle durch spiroidische Anordnung verbunden, die inneren Petalen grösser als die äusseren kelchartigen. Ovarien 3—viele, zum unterständigen einfächerigen Germen verwachsen. Endosperm schwach oder fehlend. (Fleischige, meist blattlose, dicke Stämme bildende Holzgewächse).

Klasse XIX: **Peponiferae.** (Bartling, Ord. nat. pag. 221 zum Theil, nach Ausschluss der Cacteen.) ☿ oder ♂, ♀, ⊕. Der gamosepale Kelch einen hohlen oder in seiner ganzen Länge mit dem Germen verwachsenen Tubus bildend, an dessen Limbus unmittelbar neben den Kelchzipfeln die Corolle inserirt ist, welche den zuweilen corollinischen Kelchblättern an Textur und Stellung gleicht. Andröceum aus einem mit der Corolle alternirenden Cyklus wenig gliedrig, oder durch Chorise zu vielgliedrigen Bündeln vermehrt, nicht selten durch unfruchtbare staminodienartige Cyklen vermehrt; Staminen hoch perigyn am Rande des Kelchtubus oder epigyn, getrennt oder mit den Filamenten verwachsen. Germen aus mehreren (meist 3) Ovarien synkarp, im hohlen Kelchtubus oberständig oder mit diesem verwachsen und unterständig, einfächerig mit parietaler Placentation; Samenknospen anatrop. Frucht vielsamig; Embryo gerade.

77. Passifloraceae ☿. Kelchtubus hohl, vom Germen frei, im Schlunde mit einem Kranze staminodienartiger, dem Discus entsprossener Fäden versehen (Corona). Torus innerhalb des Kelchtubus lang zu einem Gynophor vorgezogen, auf dessen Spitze das aus 3—5 synkarpen Ovarien gebildete Germen steht; Stylen ausgebreitet. Vielsamige Kapsel oder Beere; Embryo mit flachen Kotyledonen inmitten von Endosperm. (Kletternde Kräuter oder Holzgewächse.)

78. Papayaceae ♂, ♀. — ♂: Kelch klein 5-zähnig; Corolle gamopetal trichterförmig; Staminen 10 im Schlunde der Corolle; Germenrudiment. ♀: Kelch 5-zähnig; Corolle choripetal tief perigyn; Germen frei oberständig, 1- oder unvollständig 5-fächerig mit verwachsenen Stylen. Beerenfrucht; Embryo mit blattartigen Kotyledonen in der Achse des Endosperms. (Wenig verzweigte Bäume mit Milchsaft.)

79. Turneraceae ☿. Kelchtubus vom Germen frei. Corolle 5-zählig mit gedrehter Präfloration, unten oder oben im Kelchtubus inserirt. Andröceum monocyklisch, frei im Grunde des Kelchtubus. Germen oberständig mit 3 getrennten Stylen. Dreiklappige Kapsel; Embryo in der Achse des Endosperms. (Sträucher oder Kräuter.)

80. Loasaceae ☿. Kelchtubus fast in ganzer Länge mit dem Germen verwachsen. Corolle mit klappiger Präfloration, epigyn, häufig mit einem zweiten alternirenden Cyklus als Paracorolle. Andröceum vielgliedrig durch Spaltung der antipetalen Glieder zu polyandrischen Bündeln, seltener A 5 + 5. Germen unterständig mit durch Verwachsung gemeinsamem Stylus. Kapsel; Embryo klein von reichem Endosperm umgeben. (Kräuter, oft kletternd.)

81. Cucurbitaceae. ♂, ♀. Corolle choripetal oder häufig gamopetal, trichterförmig (Anschluss an die Division A, *Lobelioideae).* Kelch gamosepal, glockenförmig mit 5-zähnigem Limbus, in den ♀ Blüthen in seinem Tubus mit dem Germen verwachsen. Andröceum im Grunde der Corolle oder an der Basis des Kelches inserirt, monocyklisch und vielfach zu einer centralen Säule verwachsen aus 3—5 Gliedern. Germen unterständig mit dreispaltigem Stylus. Fleischfrucht; Embryo phylloblast ohne Endosperm. (Kräuter mit Wickelranken, selten Holzgewächse.)

82. Samydaceae. ☿, oft apetal. Staminen 5 + 5 mit ebensoviel Staminodien alternirend und monadelph, perigyn. Germen oberständig mit verwachsenem Stylus. Embryo mit Endosperm.

Kleine Ordnung von vielfach umstrittener Verwandtschaft, welche den Bixaceen unter den Thalamifloren nahekommt, jedoch von den Passifloraceen in Hinsicht aller Charaktere fast nur durch den Mangel der Corona abweicht. — Die Apetalie weist auf die übrigen calycifloriſchen Ordnungen der nächsten Division, z. B. Datiscaceen, hin, und um deren willen ist die Ordnung hier an den Schluss dieser Division gestellt.

Divisio E. Calyciflorae apetalae.

Perianth monocyklisch, phylogenetisch dem Kelch mit grosser Wahrscheinlichkeit entsprechend, aber die Corolle sehr häufig in Verwachsung, Färbung, Insertion des Andröceums nachahmend, nach rudimentär gewordener oder ganz unterdrückter Corollenbildung mit den Funktionen des dicyklischen Perianths: Perigon! — Perigon entweder verwachsen oder freiblättrig, oberständig und mit dem Germen verwachsen (Klasse XX), oder unterständig und vom Germen frei (Klasse XXI). Andröceum epigyn oder hoch perigyn, im letzteren Falle im Tubus des Perigons inserirt und mit dessen Zipfeln in Alternanz oder Opposition, von halber oder gleicher oder doppelter Anzahl wie die Lacinien des Perigons, seltener ∞. Ovarien 1—4, im Falle der Mehrzahl synkarp; Samenknospen anatrop (oder bei den Proteaceen auch orthotrop).

Die Division beginnt mit einer Ordnung, bei welcher die Petalen noch vielfach in schwacher Entwicklung gefunden werden und das Perigon noch wenig vom gewöhnlichen kelchartigen Charakter verändert hat; sie culminirt in den Thymelaeaceen, denen die Proteaceen hier ebenfalls angeschlossen sind trotz ihrer grossen Abweichung durch die antitepale Stellung der Staminen bei ihnen. Da aber z. B. *Pimelea* unter den Thymelaeaceen mit der Formel P 2 + 2 A 2 ebenfalls ihre Staminen den äusseren Tepalen gegenüber stellt, glauben wir das Proteaceen-Diagramm darauf zurückführen zu dürfen, wenngleich noch genug Besonderheiten übrig bleiben.

Klasse XX: **Hygrobiae.** (Richard, in Erweiterung um zwei Ordnungen.) Blüthen vielfach diklin. Kelch mit dem Germen in der ganzen Länge seines Tubus verwachsen, über demselben in einen kurzen grünen Limbus oder in ein corollinisches, nach 2 + 2 oder 2/5 deckendes Perigon ausgebreitet. Andröceum in den monoklinen Blüthen epigyn, in den diklinen auf dem kurzen Torus inserirt und vom Perigon umringt. Germen unterständig, in der Zahl der Ovarien entsprechende freie Stylen auslaufend (1—4); Samenknospen anatrop.

83. Haloragidineae. (incl. *Gunnereae).* ☿ oder ♂, ♀, apetal oder mit 2, 4 Petalen epigyn auf dem Kelchlimbus. Andröceum monocyklisch den Kelchzipfeln gegenüberstehend, oder dicyklisch, oder auf 1 Stamen reducirt. Germen 1—4fächerig mit ebensoviel freien Stylen, in jedem Fach je eine hängende Samenknospe. Gerader Embryo in der Achse von Endosperm. (Wasserkräuter oder Halbsträucher.)

84. Datiscaceae. ♂, ♀; apetal. ♂: Staminen 3—15. ♀: Unterständiges Germen einfächerig mit (meist 4) parietalen Placenten, und freien meist zweispaltigen Stylen über den Kelchzipfeln. Samenknospen sehr zahlreich. (Holzpflanzen, Kräuter.)

85. Begoniaceae. ♂, ♀; apetal aber mit corollinischem Perigon, in den ♂ Blüthen P 2 oder P 2 + 2, in den ♀ P 5 (selten K 5 C 5 rudimentär). Staminen ∞ Ovarien 3, zu einem unterständigen, geflügelten, dreifächerigen Germen mit ∞ Samenknospen verwachsen; Stylen zweispaltig. (Kräuter, Halbsträucher.)

Klasse XXI: **Daphnoideae.** Blüthen meist monoklin. Kelch vom Germen frei, seltener dasselbe in einen fleischigen Discus einhüllend und mit diesem zur Frucht auswachsend, meistens ein corollinisches, gamotepales Perigon bildend, 4-spaltig oder 4-zähnig. Andröceum im Perigontubus oder auf dessen gespaltenem Limbus *(Proteaceae)* inserirt. Ovarien meist eins, seltener mehrere (2, 4) synkarp mit gemeinsamem Stylus; Germen oberständig; Samenknospen anatrop oder seltener orthotrop. Samen fast stets ohne Endosperm.

86. Thymelaeaceae. Perigon corollinisch 4—5-spaltig mit ausgebreitetem Limbus. Staminen 2, 4—5 oder 8—10 im Perigontubus inserirt, bei gleicher Zahl mit den Tepalen in Alternanz. Germen frei im Perigon, 1—2 fächerig mit 1—2 hängend-anatropen Samenknospen. Samen meist ohne Endosperm mit nach aufwärts gerichteter Radicula. (Sträucher, selten Kräuter.)

Unterordnungen nach dem Bau der Frucht:

1. *Thymelinae:* Frucht nicht aufspringend, einsamige Nuss oder Beere.
2. *Aquilarinae:* Frucht eine zweisamig-zweiklappige Kapsel; (Anschluss an die Penaeaceen.)

87. Elaeagnaceae. Blüthen ☿ oder ♂, ♀. Perigon und Andröceum wie bei vor.; fleischiger Discus im Perigongrunde, das Germen einschliessend. Germen 1-fächerig mit 1 aufrecht anatropen Samenknospe. Frucht vom fleischig auswachsenden Perigontubus eingeschlossen; Same mit abwärts gerichteter Radicula. (Holzpflanzen.)

88. Penaeaceae. Blüthen ☿. Perigon 4-spaltig, im Schlunde die 4 Staminen in Alternanz inserirt; Discus fehlend. Germen frei im Perigon, vierfächerig mit 1 endständigem Stylus, in den Fächern je 2—4 anatrope Samenknospen. Kapsel vierklappig, durch Abortus meist viersamig. (Sträucher.)

89. Proteaceae. Blüthen ☿ (selten diklin). Perigon 4-blättrig mit klappiger Präfloration, oder gamotepal vierspaltig oder einseitig aufgeschlitzt. Staminen 4 antitepal, tief oder hoch im Perigon inserirt. Germen frei; einfächerig mit 1—2 collateralen oder mehreren Samenknospen. Frucht eine Nuss, Steinbeere oder mehrsamige Balgkapsel. (Holzpflanzen.)

Divisio F. Disciflorae choripetalae.

Perianth dicyklisch (oder in einzelnen Ausnahmen der Klasse XXIV durch Abortus der Corolle monocyklisch), mit mehrspaltigem oder mehrtheiligem Kelch und freien (ausnahmsweise in Klasse XXII mit einander verwachsenen) Petalen. Torus über oder innerhalb des Kelches zu einem Discus verbreitert, an dessen äusserem Rande die Petalen und Staminen, frei vom Kelch, inserirt stehen, und auf dessen Spitze, oder in dem als drüsigen Ring eingesenkt, die Ovarien stehen. Ovarien (2), (3)—(5), selten mehrere, mit einander zu einem oberständigen und grösstentheils nur wenige (häufig 1, 2) Samenknospen in jedem Fach enthaltenden Germen verwachsen, (ausnahmsweise von einander frei: *Connaraceae)*, niemals durch Verwachsung mit dem Kelch ein unterständiges Germen bildend, sehr oft um eine aus dem Discus sich erhebende centrale Achse mit gemeinsamen Stylus stehend.

Diese Discifloren bilden den Uebergang von den Calycifloren zu den Thalamifloren, und sind zu einer Abtheilung von besonderem systematischen Werthe zuerst in Bentham u. Hooker's *Genera plantarum* zusammengestellt. Dort sind vier Abtheilungen aus ihnen gebildet: *Geraniales*, *Olacales*, *Celastrales*, *Sapindales*, deren Unterscheidung nach meiner und anderer Autoren Ueberzeugung nur künstlich auf die hängende oder aufrechte Insertion der Samenknospen in den Ovarien und die entweder ventrale oder dorsale Lage der Rhaphe derselben gebaut ist. Auch sind einige Ordnungen (wie Linaceen, Humiriaceen, Geraniaceen) hinzugesellt, bei welchen der Discus durchaus nicht entwickelt ist, während er in den hier unter Division F aufgeführten Ordnungen nur ausnahmsweise (Malpighiaceen) zurücktritt. Dadurch würde aber der eigentliche Insertionscharakter dieser Division verloren gehen, da in ihr die Staminen nicht mehr perigyn oder epigyn durch Insertion auf dem Kelche sind, aber auch nicht hypogyn unter dem Germen selbst, sondern perigyn durch den verbreiterten Discus. — Obwohl sich die Division ziemlich natürlich in drei Klassen gliedert, von denen die erste mit den Corollifloren, die zweite mit den choripetalen Thalamifloren, und die dritte durch häufige Diklinie und Abortus der Corolle mit den apetalen Disciforen zusammenhängt, so ist es dennoch schwierig, präcise Charaktere zur Unterscheidung anzugeben, und es mag daher der folgende Typus für die drei Klassen genügen:

Klasse XXII. Blüthen ⊕ ☿. Andröceum monocyklisch. Corolle zuweilen gamopetal. Staminen in einigen Ordnungen antipetal.

Klasse XXIII. Blüthen (↓) oder selten völlig aktinomorph; ☿ oder seltener polygamisch. Andröceum dicyklisch.

Klasse XXIV. Blüthen ⊕, in den vollkommen entwickelten Ordnungen ☿, in den übrigen ♂, ♀ oder polygamisch. Corolle zuweilen abortirend. Andröceum monocyklisch, oder dicyklisch, seltener vielgliedrig und dann monadelph. Blätter vielfach mit ätherischen Oelen, dasselbe in Blüthe und Frucht.

Klasse XXII. **Frangulae.** (Charakter siehe oben.)

90. Olacineae. Andröceum monocyklisch oder dicyklisch, der fruchtbare Cyklus antipetal. Germen einfächerig mit freier Centralplacente, oder 3—4fächerig, mit 1—4 hängenden Samenknospen und dorsaler Rhaphe. Embryo in eiweisshaltigem Endosperm. (Holzpflanzen.)

Vielfach abnorme und früher den Santalaceen für verwandt gehaltene Ordnung, welche BENTHAM und HOOKER, vielleicht mit Recht, den Ilicineen anreihen.

91. Ilicineae. Discus wenig entwickelt und nicht unter dem breiten Germen hervortretend. Corolle chori- oder gamopetal am Grunde mit ausgebreitetem Limbus. Andröceum mit der Corolle in Alternanz. Germen 2—mehrfächerig, in jedem Fach eine einzelne hängende Samenknospe. Steinfrucht; Samen mit kleinem Embryo in der Spitze eines reichen Endosperms. (Holzpflanzen.)

92. Chailletiaceae. Discus in Gestalt von 5 hypogynen Drüsen oder eines gelappten Ringes entwickelt. Corolle chori- oder gamopetal. Andröceum mit der Corolle in Alternanz, ebenso mit den 5 Drüsen alternirend, am Kelchgrunde oder auf der Basis der gamopetalen Corolle inserirt. Germen 2—3fächerig, in jedem Fach zwei hängende Samenknospen. Embryo gross, ohne Endosperm, mit aufwärts gerichteter Radicula. (Holzpflanzen.)

93. Salvadoraceae. Discus vierlappig hypogyn, klein. Corolle gamopetal, Andröceum mit ihr in Alternanz an ihrem Grunde inserirt. Germen zweifächerig, in jedem Fach 1—2 aufsteigende Samenknospen. Beere, 1—4samig; Samen ohne Endosperm, Radicula abwärts gerichtet. (Holzpflanzen.) (Vergleiche oben pag. 376.)

94. Celastraceae. Discus fleischig, ring-oder kreisförmig, den Grund

des Kelches überdeckend und das Germen im Grunde umschliessend. Corolle und das mit ihr alternirende Andröceum am Rande des Discus inserirt. Germen 1—5 fächerig, mit in der Regel je 2 collateralen, aufsteigenden Samenknospen mit ventraler Rhaphe. Embryo in der Achse eines reichen albuminosen Endosperms. (Abweichende Unterordnung: *Hippocratinae.)* (Holzpflanzen.)

95. Rhamnaceae. Discus stark entwickelt, perigyn und den Kelchtubus nach Art der Calycifloren auskleidend. Petalen (4—5) und die ihnen gegenüberstehenden (nicht alternirenden) Staminen hoch perigyn auf dem Rande des Discus (nicht auf dem Kelchrande!) inserirt. Germen in den Discus eingesenkt 2—4 fächerig, Fächer in der Regel mit einer einzelnen aufrechten Samenknospe. Frucht durch Verwachsung mit dem Discus nachher vielfach scheinbar unterständig; Embryo gross mit wenig Endosperm. (Holzpflanzen.)

96. Vitideae. Discus wie bei den Celastraceen. Petalen (4—5) und die ihnen gegenüberstehenden Staminen perigyn auf dem Rande des Discus. Germen frei meist zweifächerig, in den Fächern je 2 collaterale (oder je 1) aufsteigende Samenknospen. Beerenfrüchte; Embryo sehr klein am Grunde von reichem Endosperm. (Holzpflanzen mit kletternden Stengeln und in der Regel blattgegenständigen Ranken.)

Klasse XXIII. **Aesculi.** (Charakter siehe oben.)

97. Sapindaceae. Discus fleischig, hypogyn und unter dem Germen mehr oder weniger hervortretend, den Kelchgrund auskleidend oder frei von ihm. Blüthen zygomorph, sowohl in der Ungleichheit der Sepalen als Petalen und häufiger Anisomerie des Andröceums. Corolle (zuweilen abortirend) und die meist doppelte Anzahl von Staminen am Rande des Discus inserirt, einzelne Glieder durch die Zygomorphie häufig unterdrückt, häufig A8. Germen 2—3 fächerig, je 1—2 Samenknospen in den Fächern. Embryo gekrümmt, ohne Endosperm. (Bäume oder Sträucher.)

Unterordnungen, vielfach als eigene Ordnungen betrachtet:

1. *Acerinae:* Germen zweilappig, Fächer mit zwei hängenden Samenknospen, Blätter gegenständig.
2. *Hippocastanae:* Germen dreifächerig, Fächer mit 2 Samenknospen; Kapsel durch Abortus oft einsamig. Blätter gegenständig, zusammengesetzt.
3. *Sapindinae:* Germen dreifächerig, Fächer mit einer Samenknospe; Frucht meistens mehrfächerig. Blätter abwechselnd, zusammengesetzt.
4. *Melianthinae:* Staminen 4, ungleich im Innern des Discus inserirt; Germen vierfächerig mit 2—4 Samenknospen in jedem Fach. Blätter abwechselnd, mit Nebenblättern.
5. *Staphylinae:* Blüthen regelmässig, Staminen 5, Ovarien 2—3, mehreiig in den Fächern; Blätter gegenständig. Die *Staphylinae* schliessen durch ihr monocyklisches Andröceum und die Aktinomorphie an die Celastraceen der vorigen Klasse, die *Sapindinae* etc. durch ihre Zygomorphie an die Polygalaceen unter den Thalamifloren an.

98. Malpighiaceae. Discus wenig entwickelt. Blüthen mit wenig hervortretender Zygomorphie, meist nach K5 C5 A5+5 G($\underline{3}$). Sepalen alle, oder 4 oder 3 mit je zwei Drüsen auf der Aussenseite; Staminen häufig theilweise unfruchtbar, oder die antipetalen in allen oder in mehreren Gliedern fehlend. Germen dreifächerig, mit je einer einzelnen wenig gekrümmten Samenknospe in den Fächern. Embryo gerade oder gekrümmt. (Holzpflanzen mit gegenständigen Blättern.)

99. Erythroxylaceae. Discus extrastaminal, mit den Filamenten ver-

wachsen und wenig hervortretend. Blüthen aktinomorph nach $K5\ C5\ A(5+5)\ G(\underline{3})$. Andröceum vom Discus aufwärts monadelph, die antipetalen kürzer. Im Germen meist nur ein Fach fruchtbar mit 1—2 hängenden Samenknospen. (Holzpflanzen mit abwechselnd gestellten, stipulirten Blättern.)

Stellung dieser Ordnung hier und Schilderung des Discus nach EICHLER, Blüthendiagr. II. 343. Anschluss an die Tremandraceen und anderen Ordnungen der *Polygaloideae*, pag. 398.

Klasse XXIV. **Terebinthinae.** (Charakter s. oben.)

Diese Klasse bildet drei, innig unter sich zusammenhängende, aber doch in ihren Typen gut verschiedene Abtheilungen:

a) Blüthen ☿ vollständig, Andröceum dicyklisch oder polyandrisch monadelph: *Meliaceae, Citraceae.*

b) Blüthen ☿ vollständig, nur ausnahmsweise apetal. Andröceum dicyklisch oder monocyklisch; Filamente getrennt: *Zygophyllaceae, Rutaceae, Connaraceae, Burseraceae, Ochnaceae.*

c) Blüthen ♂, ♀ oder polygamisch, vollständig oder durch Abortus der Corolle monochlamydeisch: *Simarubaceae, Anacardiaceae, Zanthoxylaceae.*

Die Charaktere aller dieser Ordnungen, besonders auf die Beschaffenheit der Ovarien begründet, greifen alle so in einander ein, dass sichere Grenzen zwischen ihnen bis jetzt nicht gefunden sind und sie als Glieder einer grossen Verwandtschaftsreihe erscheinen. Werden die Ordnungen aber zu stark zusammengezogen, so treten sie unbestimmt in das System ein.

100. Meliaceae. ☿ Discus stark entwickelt, die Basis des Germen als Ring oder Becher umgebend, an seinem äusseren Rande Corolle und Andröceum tragend. Staminen 8 oder 10 (selten mehr), in ein gemeinsames Rohr mit den Filamenten verwachsen. Germen 3—5-fächerig, in den Fächern 2—∞ Samenknospen. Steinfrucht oder Kapsel; Embryo mit kurzer Radicula; Endosperm fehlt oder vorhanden. (Bäume, Sträucher.)

101. Citraceae (*Aurantiaceae* der Autoren.) ☿ Discus als breite Scheibe das Germen tragend, ausserhalb Corolle und Andröceum. Staminen 10—∞ mit freien, oder häufiger verwachsenen Filamenten. Germen 5—mehrfächerig, in den Fächern je 1, 2 oder zahlreiche zweireihige Samenknospen central befestigt. Beerenfrucht; Embryo gerade, ohne Endosperm. (Bäume, Sträucher.)

102. Zygophyllaceae. ☿ Discus hypogyn, seltener kaum entwickelt. $Kn\ Cn\ A \parallel n+n\ G(\underline{n})$, worin n meist 5 ist; Andröceum obdiplostemon, am Grunde der Filamente Drüsen oder Schuppen tragend. Ovarien der Corolle isomer bis zum Stylus verwachsen, in den Fächern mit 2—∞ Samenknospen. Fruchtfächer durch Abortus meist einsamig; Embryo im Endosperm. (Holzpflanzen oder Kräuter; Blätter gegenständig, zusammengesetzt mit Nebenblättern, ohne ätherische Oeldrüsen.)

103. Rutaceae. ☿ Discus stark entwickelt, gewöhnlich als Gynophor emporgehoben und das Germen tragend. $Kn\ Cn\ A \parallel n+n\ G(\underline{2})$ bis $(\underline{n})$; Andröceum obdiplostemon, seltener mono- oder tricyklisch, mit der Corolle am Grunde des Gynophors inserirt. Germen synkarp, der Zahl der Ovarien entsprechend tief gelappt und im Innern gefächert, mit mehreren central befestigten Samenknospen in den Fächern. (Stauden, Halbsträucher, Sträucher mit abwechselnden, ätherisches Oel enthaltenden Blättern.)

Unterordnungen nach dem Bau der Frucht:

1. *Rutinae.* Endokarp der Carpelle mit dem Mesokarp zusammenhängend. Samenknospen 3, 4 oder ∞ in den Fächern; Embryo gekrümmt im albuminosen Endosperm.
2. *Diosminae.* Endokarp der Carpelle vom Mesokarp elastisch abspringend. Samenknospen 2 in den Fächern; Embryo gerade, mit oder ohne Endosperm.

104. Connaraceae. ☿ Discus schwach oder fehlend, Insertion peri- oder fast hypogyn. Kelch 5spaltig oder 4—5theilig; C5 A5 oder 5 + 5 mit kleinerem antipetalen Cyklus. Ovarien 5 (oder seltener durch Abortus 1—3) getrennt, einfächerig, in jedem je zwei collaterale ansteigende orthotrope Samenknospen. Carpelle meist durch Abortus einsamig; Embryo mit aufwärts gerichteter Radicula und grossen Kotyledonen, ohne Endosperm. (Bäume, Sträucher.)

Anschluss an die Leguminosen, sobald die Mehrzahl der Ovarien verkümmert; abweichender Bau der Samenknospe.

105. Burseraceae. ☿. Discus stark entwickelt. Kelch 3—5theilig, C ebensoviel, A in gleicher oder doppelter Anzahl. Germen dem ring- oder becherförmigen Discus inserirt, äusserlich ungetheilt, im Innern 3—5fächerig; je 2 Samenknospen in den Fächern hängend, Mikropyle aufwärts gerichtet, Rhaphe ventral. Kotyledonen im Samen gefaltet; kein Endosperm. (Bäume, Sträucher.)

106. Simarubaceae. ♂, ♀ oder polygam. Discus hypogyn. Typus der Rutaceen, aber je eine Samenknospe in den Fächern. Frucht eine Steinbeere, Kapsel, Flügelfrucht; Embryo gerade oder gekrümmt. Blätter abwechselnd, ohne ätherische Oellücken.

107. Anacardiaceae. ♂, ♀ oder polygam. Discus ringförmig. Cn dem Discus inserirt (selten abortirend); An oder n + n. Germen einfächerig mit 2—3spaltigem Stylus (selten 2—5fächerig); Samenknospe einzeln im Fach, vom Nabelstrang hängend oder aufrecht, apotrop. Steinbeere oder Nuss; Radicula gekrümmt, kein Endosperm. (Bäume, Sträucher).

108. Zanthoxylaceae. ♂, ♀ oder polygam. Discus ringförmig. Cn dem Discus inserirt (selten abortirend: *Zanthoxylum); An* oder n + n; Gn oder durch Abortus weniger, getrennt oder ein mehrfächeriges Germen bildend. Samenknospen je 2 in den Fächern. Embryo in albuminosem Endosperm, gerade oder leicht gekrümmt. (Holzpflanzen).

Divisio G. Disciflorae diclini-apetalae.

Blüthen sehr selten vollkommen und dann vom Charakter der choripetalen Discifloren (F), in der Regel durch Abortus apetal und diklin. Perianth selten dicyklisch, häufig ein glockiges oder aus freien (3—5) Kelchblättern bestehendes Perigon, oft ganz abortirend und durch Bracteen in seinen Functionen ersetzt. Discus in mannigfacher Ausbildung, von becherartiger, scheibenförmiger oder ringförmiger Gestalt, in den reducirten Blüthen ebenfalls geschwunden und auf einen stielartigen Ansatz beschränkt; bracteale Drüsen in den Inflorescenzen der nackten Blüthen. Andröceum in 1—∞ Gliedern. Gynäceum aus 2 (meist 3) bis vielen Ovarien synkarp und gefächert, mit je 1 oder 2 anatropen Samenknospen aus der centralen Achse entspringend; Stylen oder Stigmen frei; Germen stets vom Discus, wo er vorhanden ist, frei und oberständig.

Vergleiche die ausführlichen oben (pag. 352) gemachten Auseinandersetzungen über die Perigonbildungen, Blüthenreduction und Inflorescenzbildung aus reducirten Blüthen bei der hauptsächlichsten Ordnung dieser Division, den Euphorbiaceen. Die Stackhousiaceen sind wegen ihres engen Anschlusses an die Euphorbiaceen, gewissermassen zur Befestigung von deren systematischer Stellung unter den Discifloren, mit hierher gestellt; hinsichtlich ihrer normalen Blüthenbildung haben sie sonst ihren Platz in der vorigen Division neben den Celastraceen).

Einzige Klasse dieser Division:

Klasse XXV: **Tricoccae.** Blüthen aktinomorph. Früchte vorherrschend kapselartig, die Kapseln äusserlich die 3 ein-, seltener zweisamigen Fächer (»Coccen«) zeigend, seltener aus 2 oder vielen Carpellen gebildet vielkörnig, mit elastischem Aufspringen. Samen mit albuminosem Endosperm und geradem oder leicht gekrümmtem Embryo.

109. Stackhousiaceae. Blüthen vollständig mit K5 C5 A5 G$\underline{(3)}$ bis $\underline{(5)}$. Corolle und das mit ihr alternirende Andröceum dem Kelchrande inserirt, mit dem Grunde der Petalen in einen Tubus verwachsen. Germen frei, sitzend, 3- bis 5-lappig und im Innern gefächert, mit je einer einzelnen anatropen aus dem Grunde aufsteigenden Samenknospe. Frucht in 3—5 trockne, von der Mittelsäule sich ablösende einsamige Körner zerfallend; Radicula abwärts gerichtet. (Stauden oder Halbsträucher.)

110. Euphorbiaceae. (Vergl. Fig. 19 auf pag. 314, Fig. 26, 27, 28 auf pag. 352—354) Blüthen diklin. Perianth nur selten dicyklisch mit K5 C5 Discus ♂, ♀ (Fig. 19!); häufig monocyklisch mit 3- bis 5blättrigem Kelch, oder mit corollinisch gefärbtem röhrigen Perigon (Fig. 26, 27); oder ganz fehlend, in welchem Falle die nackten Blüthen zu kopfartigen Inflorescenzen vereinigt und von Hochblättern cyklisch umschlossen sind (Fig. 28!). Discus in Gestalt, Grösse, Stellung wechselnd, oder abortirend. Staminen 5, verwachsen oder getrennt, oder 3, durch Reduction 1, oder noch häufiger (5+5) bis ∞ mit einfachen oder verzweigten Gliedern (Fig. 27!). Ovarien am häufigsten $\underline{(3)}$, seltener $\underline{(2)}$ oder $\underline{(5)}$ bis $\underline{(\infty)}$, gefächert und um centrale Achse gestellt, mit einem der Fächerzahl entsprechend in 3—∞ Aeste getheilten Stylus, in den Fächern je 1 oder 2 central befestigte hängende Samenknospen. Frucht in meist 3 trockne, sich von der Mittelsäule ablösende zweiklappige Körner zerfallend; Radicula aufwärts gerichtet. (Bäume, Sträucher, Kräuter, vielfach succulent, in der Mehrzahl der Tribus mit Milchsaft und abwechselnden Blättern.)

111. Empetraceae. Blüthen diklin. ♂: K3 C3 A3, K und C einander gleichartig perigonbildend. ♀: Perigon wie im anderen Geschlechte; Staminen unfruchtbar oder fehlend; Germen 3—9fächerig mit breitem, vielstrahlig zerschlitzten Stigma, auf einem fleischigen Discus stehend. Steinbeere, in der Fachzahl entsprechende einsamige Körner zerfallend; Radicula abwärts gegerichtet. (Halbsträucher vom Habitus der Ericaceen.)

112. Callitrichaceae. Blüthen diklin, nackt und mit rudimentärer, aus 2 fleischigen, kleine Hörner bildenden gegenständigen Blättchen bestehender Hülle. ♂: ein einzelnes Stamen (selten 2); ♀: ein zweifächeriges Germen, in den Fächern je 2 hängende Samenknospen. Frucht viersamig, nicht aufspringend. (Wasserkräuter mit gegenständigen Blättern.)

Divisio H. Cyclospermae.

Blüthen vollständig mit K, C, A, G und alsdann mit calycifloorer oder häufiger thalamiflorer Insertion; oder durch Abortus der Corolle apetal mit einem Perigon vom normalen Kelchcharakter, seltener von corollinischer Beschaffenheit gamotepal und im Tubus das Andröceum einschliessend *(Nyctagineae)*; endlich auch in einzelnen

Gattungen durch Abortus des einen Geschlechtes in den Perigonblüthen diklin. Andröceum die einfache oder doppelte Anzahl der Kelchblätter (ausnahmsweise mehr), hypogyn, oder perigyn auf dem Kelchrande oder einem das Germen umgebenden Discus. Germen aus (2), oder (3) bis (5) (seltener mehreren) Ovarien synkarp oberständig, einfächerig mit einer frei aus dem Torus sich erhebenden centralen reihenweis von Samenknospen überdeckten gemeinsamen Placente, oder einfächerig mit wenigen aus dem Grunde central entspringenden Samenknospen, oder einfächerig mit einer einzigen aus dem Grunde aufsteigenden Samenknospe; Samenknospen campylotrop, äusserlich meistens gerundet und flach. Embryo der Form der Samenknospe entsprechend peripherisch im Samen, in einem halben oder ganzen Kreise, in einem Hufeisen oder Spirale gekrümmt und dabei im Innern des Samens Raum für stärkemehlhaltiges Perisperm übrig lassend.

Die Form der Samenknospen und die daraus sich herleitende Form des Samens mit dem aussen am Rande um das Perisperm gekrümmt liegenden, seltener wie bei den Nyctagineen nur zusammengebogenen Embryo, bei dem auch die Kotyledonen in der Regel wie schmale Bänder zusammengelegt sind und die Kreisrichtung der Radicula fortsetzen, bildet zusammen mit der centralen Placentation den eigentlichen Charakter dieser Division, welche sonst theilweise den Calycifloren, theilweise den Thalamifloren, theilweise endlich den isomeren Apetalen angehören würde und diese Gruppen, wie oben (pag. 354 bis 359) ausführlich besprochen wurde, als intermediärer Typus eigenen Charakters verbindet. Die 8 hier zusammengefassten Ordnungen sind, mit einziger Ausnahme vielleicht der Nyctagineen, so innig verwandt, dass an der Natürlichkeit dieser Division kein Zweifel besteht. Die erste Ordnung Aizoaceen schliesst übrigens eng an die Ordnung Mesembryaceae unter der XVIII. Klasse an und enthält noch als Ausnahme einige Glieder (die Tribus der Mollugineen) mit 2—4-fächerigem Germen; die sonst mit den Aizoaceen zu einer Ordnung verbundene Gattung *Portulaca* u. a. muss wegen eines unterständigen Germens und zahlreicher Staminen mit epigyner Insertion den Mesembryaceen selbst zugerechnet werden. — Ausserdem ist die Einfächerigkeit auch bei den Phytolacceen nicht gewahrt, wo die einzelnen Ovarien um die centrale Placente ohne Schwinden ihrer Zwischenwände gestellt sind. Von diesen Fällen abgesehen, giebt es keine Ordnungen, welche die freie centrale Placentation im Germen mit Campylotropie der Samenknospen verbinden; nur bei den Urticaceen sind noch ähnliche Verhältnisse vorhanden wie bei den einsamigen Caryophyllen: wenn aber bei jenen die Samenknospe central aus dem Grunde aufsteigt, ist sie orthotrop und der Embryo gerade antitrop; gekrümmte Embryonen entspringen bei den Urticaceen aus hängenden oder der Germenwand angewachsenen Samenknospen. — Einzige Klasse dieser Division:

Klasse XXVI.: **Caryophylli.** *(Caryophyllinae* Bartling, Ord. nat. pag. 295). Blüthen aktinomorph.

113. Aizoaceae. ☿ apetal, seltener C3—5. Staminen in gleicher oder doppelter Anzahl, hypogyn, perigyn, oder auf dem Grunde der Petalen inserirt (s. Fig. 32 auf pag. 357!) Germen einfächerig *(Calandrinieae)* mit 3—∞ Samenknospen. (Kräuter oder niedere Sträucher.)

Ordnung von etwas unbestimmtem Charakter, als theilweise künstliches Zwischenglied zwischen den Calycifloren und zwar hier den Mesembryaceen einerseits, und den perigynischen und apetalen Caryophyllen andererseits.

? 114. Nyctagineae. (Vergl. Fig. 21. auf pag. 318!) ☿ mit corollinischem lang röhrig verwachsenen Perigon. Andröceum 5—vielgliedrig, hypogyn. Germen einfächerig mit einzelner aus dem Grunde aufsteigender Samenknospe, und endständigem einfachen Stylus. Achänium im auswachsenden Perigontubus eingeschlossen. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

Sehr merkwürdige, hier nur mit Zweifel zu den Caryophyllen gebrachte Ordnung, welche Verwandtschaft mit den Phytolacceen, Thelygoneen und dadurch den einsamigen Caryophyllen ächten Charakters zeigt, und auch sonst nirgends einen sicheren Platz im System erhalten könnte.

115. Phytolaccaceae. ☿ apetal (seltener C 4—5) mit 4—5-gliedrigem, oft corollinisch gefärbten Kelch. Staminen in gleicher, doppelter (oder grösserer) Zahl, hypogyn am Grunde eines Discus. Ovarien mehrere (oder durch Abortus 1, excentrisch) cyklisch um eine Mittelsäule gestellt mit je einer Samenknospe in den Fächern. Frucht oft fleischig. (Kräuter, Halbsträucher mit meist abwechselnden Blättern.)

116. Thelygonaceae. (Cynocrambeae der Autoren.) ♂, ♀ apetal. Perigon der ♀ Blüthe excentrisch; Ovar 1, einfächerig mit einer Samenknospe und seitlichem Stylus.

Ueber den Aufbau und die Verwandtschaft vergl. Eichler, Blüthendiagramme Bd. II. pag. 93—99.

117. Dianthaceae. Vergl. Fig. 29, auf pag. 355.) ☿ Kn Cn, An oder An + n, G($\underline{2}$) bis ($\underline{n}$). Andröceum hypogyn. Germen einfächerig mit freien, der Zahl der verwachsenen Ovarien entsprechenden Stylen, im Innern eine mit ∞ Samenknospen besetzte freie Centralplacente tragend (s. Fig. 30 auf pag. 356), oder viele central an langen Nabelsträngen entspringende Samenknospen. (Kräuter, seltener Halbsträucher mit gegenständigen Blättern.)

Folgende Tribus gelten vielfach als eigene Ordnungen:

Sileneae. Kelch gamosepal; Petalen lang genagelt. Staminen meist n + n-zählig.

Alsineae und *Polycarpeae.* Kelch chorisepal; Petalen sternförmig ausstrahlend. Staminen meist n-zählig.

118. Paronychiaceae. ☿, häufig apetal. Typus der Dianthaceen, aber Andröceum perigyn auf dem Kelchrande, und Germen einfächerig einsamig mit 2-theiligem Stylus. (Kräuter, niedere Halbsträucher mit gegenständigen oder gequirlten Blättern und trockenhäutigen Nebenblättern.)

119. Salsolaceae. (*Chenopodiaceae* der Autoren; vergl. Fig. 33 auf pag. 358) ☿ oder ♂, ♀; apetal mit kelchartigem, nach der Befruchtung stehenbleibendem und oft auswachsendem Perigon. Staminen dem Kelch gleichzählig oder durch Abortus weniger, antisepal am Rande des Germen inserirt. Germen einfächerig mit einer vom Grunde gerade aufsteigenden oder an längerem Nabelstrang getragenen Samenknospe. (Kräuter, seltener Holzpflanzen, mit meist abwechselnd gestellten Blättern.)

120. Amarantaceae. ☿ oder selten ♂, ♀; apetal mit trockenhäutigem, nach der Befruchtung stehen bleibendem, freiblättrigem Perigon. Staminen hypogyn; im übrigen A und G vom Typus der Salsolaceen.

Divisio J. Chlamydoblastae.

(Bartling, Ord. nat. pag. 77.)

Blüthen stets vollständig mit K, C, A, G in alternirenden Cyklen, oder noch häufiger in fortlaufender Spirale zwischen Corolle und Andröceum, mit thalamiflorer oder durch Auswölbung des Torus zu einem hohlen, dem Germen angewachsenen Becher peri- oder epigyner Insertion; Corolle aus freien, mit dem Andröceum die Insertion theilenden Petalen; ausnahmsweise gamopetal mit epipetalem Andröceum. Germen entweder in den Torus eingesenkt und durch dessen Uebergreifen unterständig, synkarp, oder frei und oberständig synkarp oder apokarp. Samenknospen anatrop, sich zu Samen entwickelnd, deren Embryo im Endosperm und fleischig gewordenen Embryosack am früheren Mikropylenende liegt, während der Rest des Nucleus sich zu einem Perisperm mit stärkemehlhaltigem Nahrungsgewebe umbildet; (bei den Nelumbiaceen ist ein makroblaster, mehlhaltiger Embryo ohne äusseres Nahrungsgewebe im Samen.)

Aus Gründen des Samenbaues, mit welchem mehrere für die thalamifloren Choripetalen ungewohnte Abweichungen zusammengehen, namentlich auch ein gelegentlich ganz unterständiges Germen, ist diese Division abgetrennt, welche nur auf einer Klasse beruht. Sie ist aber zugleich benutzt, um im Anhang die ganz abnorme Klasse der parasitischen und sowohl im äusseren Ansehen als in der Samenknospen- und Embryosack-Entwicklung merkwürdig abweichenden Hysterophyten einzuschalten, von denen Bartling mehrere Ordnungen, zumal die Aristolochiaceen, neben unzugehörigen als *Chlamydoblasta* mit den Nymphaeaceen verbunden hatte.

Klasse XXVII. **Hydropeltides.** Pflanzen autotroph mit untergetauchten, schwimmenden oder über Wasser sich erhebenden grossen, herzförmigen oder schildförmigen grünen Blättern und vollständigen, durch Grösse und Zahl der Petalen vielfach ausgezeichneten Blüthen, in Insertion und spiroidischem Aufbau von Corolle und Andröceum an Magnoliaceen, im Germenbau — abgesehen von den Samen — an Papaveraceen sich anschliessend.

121. Nymphaeaceae. K4—6 C∞ A∞ G(∞). Corolle und Andröceum spiroidisch in einander übergehend; Germen synkarp vielfächerig ober-, halb oder ganz unterständig mit zahlreichen, an den Scheidewänden befestigten Samenknospen. Samen mit doppeltem Nahrungsgewebe. (Blätter schwimmend.)

122. Cabombaceae. K3—4 C3—4 A6—18 G2—4 selten 6—18. Kelch und Corolle in alternirenden Cyklen. Ovarien frei (apokarp) auf der Spitze des Torus, jedes 2—3 hängende Samenknospen enthaltend. Samen mit doppeltem Nahrungsgewebe. (Blätter theils untergetaucht, theils schwimmend.)

123. Nelumbiaceae. K4—5 C∞ A∞ G∞. Corolle und Andröceum spiroidisch in einander übergehend. Ovarien unter sich frei, in den verkehrtkegelförmig erweiterten Torus eingesenkt und dort zu einsamigen Nüssen reifend. Samen ohne Nahrungsgewebe. (Blätter erst schwimmend, dann über Wasser sich erhebend.)

Anhang.

Klasse XXVIII. **Hysterophyta.** Pflanzen parasitisch auf Holzstämmen oder Wurzeln, ganz blattlos oder mit bleichen, wenig assimilirenden Blättern; nur die erste Ordnung autotroph. Blüthen unvollständig, mit corollinischem oder kelchartigem Perigon und häufig diklin; Perigon röhrig oder freiblättrig, P3—∞ cyklisch oder spiroid, an seinem Grunde dem Germen angewachsen oder frei von ihm. Samenknospen anatrop mit Integumenten, oder nackt aus einer Centralplacente hervortretend, oder in dieser Centralplacente eingeschlossen und nur durch den Embryosack ausgezeichnet.

a) Perigon oberständig, häufig zygomorph. Pflanzen autotroph, mit chlorophyllgrünen Assimilationsblättern: *Serpentariae.* (Ordnung 124.)

b) Perigon aktinomorph. Pflanzen parasitisch, mit bleichgrünen Blättern oder chlorophylllosen, rudimentären Blattschuppen, oder aus einzelnen gestielten Blüthen bestehend: *Rhizantheae* (Ordnung 125—128.)

124. Aristolochiaceae. ☿ Perigon gamotepal oberständig, aktinomorph oder zygomorph. Staminen epigyn oder gynandrisch durch Insertion an der Basis der Stylen. Germen unterständig, mit vollständigen oder unvollständigen Scheidewänden; Samenknospen anatrop mit Integument. (Kräuter oder schlingende Sträucher mit zerstreuten, grünen Blättern.)

125. Rafflesiaceae. ♂, ♀ oder seltener ☿ *(Hydnoreae).* Perigon 3—4- oder 5—10-spaltig, ober- oder unterständig. Antheren ∞ in verschiedener Insertion und Verwachsung. Germen mit mehreren im Grunde zusammenfliessenden Fächern, die orthotropen oder schwach gekrümmten Samenknospen in der ganzen Höhlung zerstreut oder an besonderen Placenten. (Chlorophyllfreie Parasiten auf Wurzelhölzern.)

126. Loranthaceae. ♂, ♀ (selten ☿). Perigon aus 3—6 freien oder verwachsenen Blättern, klappig. Andröceum gleichzählig, antitepal. Germen unterständig mit mehreren nackten, in die Centralplacente eingesenkten Samenknospen. (Bleichgrüne Sträucher, parasitisch auf anderen Hölzern.)

127. Santalaceae. ☿, seltener polygamisch-diklin. Perigon mit 3—5-spaltigem Limbus, im Tubus das antitepale Andröceum inserirend. Germen unterständig mit freier Centralplacente, aus der 2—5 hängende nackte Samenknospen hervortreten. (Bleichgrüne Kräuter oder Holzpflanzen, Wurzelparasiten.)

128. Balanophoraceae. ♂, ♀. Blüthen zu dichten Aehren vereinigt. Perigon meist 3 (3—6-) spaltig. Andröceum antitepal A3, frei oder monadelph, zuweilen nur A1. Germen unterständig mit einzelner im Fache hängender Samenknospe. (Chlorophyllfreie Parasiten auf Wurzeln.)

Divisio K. Thalamiflorae choripetalae.

Blüthen monoklin, nur ausnahmsweise durch Abortus diklin. Perianth dicyklisch, in abnehmender Häufigkeit 5- oder 4 oder-3gliederig, selten spiroidisch (Klasse XXXV), aktinomorph oder zygomorph. Kelch freiblätterig vom Torus ausstrahlend oder seltener an der Basis gamosepal, klappig oder sich deckend, in der Mehrzahl der Ordnungen vor oder nach der Befruchtung abfallend; kein Discus innerhalb des Kelches zur Staminalinsertion vorhanden (Ausnahme: *Polygalaceae* zuw., *Tamariscineae.)* Corolle in begrenzter (5, 4, 3) oder seltener unbegrenzter Anzahl der Petalen, freiblätterig vom Torus ausstrahlend. Andröceum in 3—∞ Gliedern monocyklisch — polycyklisch oder spiroidisch, mit getrennten oder seltener verwachsenen Filamenten. Ovarien 1—∞, oft der Corolle isomer, oft weniger, oft mehr und dann cyklisch oder spiroidisch angeordnet, apokarp oder synkarp; im Falle der Synkarpie ist das Germen stets oberständig. Samenknospen anatrop. — Blätter fast niemals gegenständig.

Dies ist die grösste aller Divisionen, ausgezeichnet durch Vollständigkeit der Blüthe mit richtig durchgeführter thalamiflorer Insertion, welche in 7 Klassen 42 Ordnungen von oft recht ähnlichem und sich wechselseitig vertretendem Bau aufweist. Die sieben Klassen stellen auch hier ziemlich natürliche Centren dar, obwohl ihre Grenzen nicht so scharf sind, dass nicht über die Zugehörigkeit der einen oder andern Ordnung zu dieser oder jener Klasse, oder über die Anordnung der Klassen überhaupt Zweifel obwalten könnten. Fassen wir nur die normale Ausprägung in das Auge, so ergeben sich als Unterschiede dieser Klassen folgende Charaktere:

a) Blüthen 5- oder 4-gliedrig (auch 2-gliedrig); Kelch und Corolle in alternirenden Cyklen. Ovarien synkarp.

§ Germen durch die zur Centralplacente hinlaufenden eingeschlagenen Ovarränder vollständig gefächert; Carpelle häufig 1—wenigsamig.

* Blüthen (↓) oder seltener ⊕; Germen in 4- oder 5-gliedrigem Perianth aus 2 Ovarien synkarp; Andröceum aus 4, 5 oder 8, 10 Gliedern: Klasse XXIX.

** Blüthen (↓) oder ⊕; Kelch sich deckend; Ovarien der Corolle isomer, seltener (3), antipetal (excl. *Limnantheae)*; A 4, 5 oder 8, 10 obdiplostemon: Klasse XXX.

*** Blüthen ⊕; Ovarien der Corolle isomer, seltener (∞), anti- oder alternipetal; A ∞ oder monadelph; Kelch mit klappiger Präfloration: Klasse XXXI.

§§ Germen durch die bis gegen die Mitte hin ohne Anschluss an einander vorspringenden Ovarränder unvollständig oder weniger häufig vollständig gefächert; Samenknospen an dicken Placenten aus dem Centrum gegen die Aussenwände hin gerichtet, meistens sehr zahlreich. Andröceum oft vielgliedrig, mona- bis polyadelph; Kelch mit sich deckender Präfloration: Klasse XXXII.

§§§ Germen einfächerig mit an den Ovarrändern selbst hinlaufenden, selten weiter gegen die Mitte hin vorspringenden parietalen Placenten, (bei den Brassicaceen durch falsche Scheidewand ohne centrale Placentation zweifächerig!)

* Perianth 5 gliederig: Klasse XXXIII.

** Perianth 2- und 4 gliedrig: Klasse XXXIV.

b) Blüthen 3-gliedrig mit alternirenden Cyklen, oder mit spiroidisch gestelltem Perianth; A 3—∞. G 1—∞ mit apokarpen Ovarien: Klasse XXXV.

Klasse XXIX: **Polygaloideae.** (Bentham u. Hooker in *Consp. ad Genera plantar.*, Bd. I, pag. VIII.) Kelch und Corolle 5-gliedrig; durch häufige Zygomorphie der Blüthe oft ein oder zwei Glieder jedes Cyklus unterdrückt. Andröceum isostemon oder diplostemon mit ebenfalls nicht selten unterdrückten einzelnen Gliedern. Ovarien (2), sehr selten mehr, ein vollständig zweifächeriges Germen bildend; Samenknospen einzeln, oder zwei collaterale (seltener mehr) hängend. Samen meist mit Endosperm; Radicula des Embryo aufwärts gerichtet.

Da bei dieser Klasse, bei einigen Polygaleen selbst, noch ein schwacher Discus entwickelt ist und die übrigen Blüthencharaktere vielfache Uebereinstimmung mit den Erythroxyleen und Malpighiaceen zeigen, so ist hier ein directer Anschluss der Discifloren (Klasse XXIII Aesculi) an die Thalamifloren vorhanden.

129. Polygalaceae. (↓) Sepalen ungleich; Petalen ungleich: das unpaare median nach vorn (von der Achse abgewendet), zwei seitliche oft unterdrückt. A4 oder 5, oder 8 durch Abortus von zwei Gliedern, mit monadelphen oder diadelphen Filamenten. Discus fehlend oder klein, einseitig. Meist eine hängende Samenknospe im Fach. (Kräuter, Halbsträucher, Sträucher.)

130. Vochysiaceae. Blüthen schräg (↓). Ein Sepalum gespornt; Petalen ziemlich gleich. Vom Andröceum nur ein Glied fruchtbar. Ovarien $(\underline{3})$. Samen ohne Endosperm, Kotyledonen gerollt. (Bäume, Sträucher.)

131. Trigoniaceae. Blüthen schräg (↓). Kelch ungespornt, ein Petalum gespornt. Samen mit Endosperm; Kotyledonen flach. (Holzpflanzen.)

132. Tremandraceae. Blüthen ⊕, im übrigen vom Typus der Polygalaceen mit Hinweglassung der Zygomorphie: $K4\,C4\,A4+4\,G(\underline{2})$; Staminen paarweise antipetal mit freien Filamenten. (Niedere Sräucher.)

133. Pittosporaceae. Blüthen ⊕ nach $K5\,C5\,A5\,G(\underline{2})$; Germen mit einfachem Stylus; Samenknospen zweireihig, horizontal abstehend; reiches Endosperm im Samen. (Bäume, Sträucher).

Ordnung von zweifelhafter Stellung, vielfach den Celastraceen zugesellt, von denen sie der abfällige Kelch und der Mangel des Discus entfernt.

Klasse XXX: **Gruinales.** (Bartling, *Ordines natur.* pag. 226, excl. Ampelideae-Meliaceae). Kelch und Corolle 5-gliedrig, aktinomorph oder zygomorph gebaut und in den zygomorphen Blüthen zuweilen in einzelnen Gliedern unterdrückt; Kelch mit sich deckender und Corolle meist mit gedrehter Präfloration. Andröceum isostemon oder obdiplostemon in vollständigen Cyklen (bei Ordnung 137 mit A8 an Stelle von A10); zwischen den Filamenten ausserhalb am Grunde der antisepalen Glieder ein mit der Corolle alternirender Drüsenkranz, seltener fehlend. Ovarien $(\underline{5})$ oder seltener durch Abortus weniger, im Falle der Isomerie mit der Corolle antipetal gestellt (bei Ordn. 139 alternipetal), im geschlossenen Cyklus um eine Mittelsäule stehend und an ihren Innenwinkeln meist 1—2, seltener mehrere Samenknospen tragend. Samen mit oder ohne Endosperm, Radicula aufwärts oder abwärts gerichtet.

Den Anschluss an die vorige Klasse bildet am ehesten die Ordnung der Tropaeolaceen durch ihre wie bei den Polygalaceen geordneten Zahlenverhältnisse der zygomorphen Blüthen in Corolle und Andröceum, auch mit $G(\underline{3})$ anstatt $G(\underline{5})$. Dieselbe ist als eigene Ordnung aufrecht zu erhalten.

134. Linaceae. Blüthen ⊕, 5- oder 4-zählig. Antipetaler Staminalcyklus steril oder abortirt, antisepaler fruchtbar; Filamente monadelph. Ovarien der Corolle meistens isomer, in jedem Fache mit zwei, durch eine falsche Scheidewand von einander getrennten hängenden Samenknospen. Embryo gerade mit viel oder wenig Endosperm. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

135. Oxalidineae. Blüthen ⊕, 5-zählig. $A5+5$ am Grunde monadelph, der kürzere Cyklus antipetal. $G(\underline{5})$ in freie Stylen auslaufend, im innern Winkel der Fächer 1—∞ in eine Reihe übereinander geordnete Samenknospen tragend. Kapsel 5-klappig mit hängenden Samen; Embryo axil im Endosperm. (Kräuter mit zusammengesetzten Blättern, selten Holzpflanzen.)

136. Geraniaceae. Blüthen 5-zählig ⊕ oder (↓) ohne oder mit Unterdrückung einzelner Glieder. $A5+5$ am Grunde monadelph, mit Drüsenkranz. $G(\underline{5})$ mit lang verwachsenen, oberwärts in freie Stigmen auslaufenden Stylen um lange Mittelsäule geordnet, in jedem Fach zwei Samenknospen. Kapsel in

5 einsamige Fächer, welche von unten nach oben von der Mittelsäule abrollen, zerfallend; Embryo gekrümmt mit gerollten Kotyledonen und abwärts gerichteter Radicula, ohne Endosperm. (Kräuter, Halbsträucher.)

137. Tropaeolaceae. Blüthen (↓) 5-zählig nach $K5\ C5\ A4+4\ G(\underline{3})$. Kelch gespornt. Filamente frei, ungleich. Germen 3-lappig, mit je einer aus den oberen Winkeln der Fächer hängenden Samenknospe. Embryo gerade, ohne Endosperm. (Kräuter.)

138. Balsaminaceae. Blüthen (↓) 5-zählig mit unterdrückten Gliedern. Kelch 3—5-blättrig, früh abfallend, gespornt; Petalen 5, theilweise verwachsen. $A5$ alternipetal, monadelph. $G(\underline{5})$ mit 2—∞ Samenknospen in den Winkeln der Fächer. Kapsel fünffächerig mit hängenden Samen ohne Endosperm; Embryo gerade mit aufwärts gerichteter Radicula. (Kräuter.)

139. Limnanthaceae. Blüthen ⊕, 5- oder seltener 3-zählig. Andröceum in normaler Alternanz diplostemon, mit Drüsenkranz. Ovarien der Corolle isomer; in jedem Fache des Germens je eine aufsteigende Samenknospe. Samen ohne Endosperm; Embryo gerade. (Sumpfkräuter.)

Klasse XXXI: **Columniferae.** (Endlicher, *Enchir. botan.* pag. 510). Kelch und Corolle 5-gliedrig, aktinomorph, Kelch mit klappiger und Corolle meist mit gedrehter Präfloration, letztere in einzelnen Tribus abortirend. Andröceum in der Anlage diplo-, seltener obdiplostemon, häufig durch Spaltung in $A\infty$ verwandelt, monadelph oder mehrere Bündel bildend, und in einem der beiden (meist im antisepalen) Cyklen staminodial oder unterdrückt. Ovarien $(\underline{5})$ (seltner weniger oder ∞) in der Regel vollständig synkarp und als geschlossener Cyklus mit der Mittelsäule zu einem mehrfächrigen Germen entwickelt; Samenknospen an der Centralplacente inserirt. Samen meist mit Endosperm und gekrümmten Embryo; Richtung der Radicula veränderlich.

140. Tiliaceae. Kelch abfallend; Corolle gedreht, sich nach $\frac{2}{5}$ deckend oder klappig; $A5^{\infty}$ oder 10^{∞} durch Spaltung der Einzelglieder, mit zweifächrigen Antheren. Germen in einfachen Stylus auslaufend mit 1—2 oder ∞ Samenknospen in den Fächern. (Holzpflanzen, selten Kräuter.)

141. Sterculiaceae. Kelch meist stehen bleibend; Corolle in verschiedener Präfloration, bei den Lasiopetaleen und Sterculieen abortirt; $A5$ oder 5^{∞} antipetal, oft mit antisepalen Staminodien in Alternanz, mit zweifächrigen Antheren. Germen in mehrere, der Fächerzahl entsprechende freie oder unten zusammenhängende Stylen auslaufend mit 2—∞ Samenknospen in den Fächern. (Bäume, Sträucher.)

142. Malvaceae. Kelch meist stehenbleibend und mit Aussenkelch; Corolle gedreht; $A5^{\infty}$ monadelph mit halber (einfächriger) Anthere auf jedem aus der Staminalsäule austretenden Filament. $G\ (\underline{5})$ oder $(\underline{3})$ bis $(\underline{\infty})$ gequirlt, mit mehreren unten oder hoch hinauf zusammenhängenden Stylen und 1—∞ Samenknospen in den Fächern. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

Klasse XXXII: **Guttiferae.** (Endlicher, *Enchir. botan.*, pag. 524, excl. Reaumur. und Tamariscineen; *Guttiferales* Bentham und Hooker, *Gen. pl.* I, pag. VIII). Kelch und Corolle meist 5-gliedrig, aktinomorph, mit sich nach 2/5 deckender oder bei der Corolle mit gedrehter Präfloration. Andröceum aus einzelnen freien, oder durch Spaltung Bündel bildenden, meist ∞ Gliedern. Ovarien mehrere, meistens $(\underline{3})$ oder $(\underline{5})$ synkarp, durch die bis gegen die Mitte hin vorspringenden eingeschlagenen, dicke Placenten tragenden Ränder unvollständig oder bei eintretender Verschmelzung vollständig gefächert;

oder völlig apokarp: *Dilleniaceae;* Samenknospen in verschiedener Zahl und Gestalt. Embryo gerade (selten gekrümmt: Ordn. 143) mit wenig oder völlig ohne Endosperm. Blätter abwechselnd oder in einzelnen Ordnungen gegenständig.

143. Camelliaceae (= *Ternstroemiaceae.)* ☿. A ∞ oder seltener diplo-, isostemon, mit freien oder verwachsenen Filamenten. Germen vollständig 3—5- (seltener 2—∞) fächerig. Embryo häufig gekrümmt. (Holzpflanzen.)

144. Marcgraviaceae. Unterscheiden sich von Ordng. 143 besonders durch endständige Dolden oder Trauben mit sackförmigen oder krugartigen Bracteen, durch sitzendes strahlendes Stigma, und durch geraden oder leicht gekrümmten Embryo. (Holzpflanzen.)

145. Dilleniaceae. ☿ seltener polygam. A ∞, selten 5+5 obdiplostemon oder 5 antisepal, aus 5 alternipetalen Einzelgliedern mit fast immer zu vielgliedrigen Bündeln neigender Spaltung gebildet, Ovarien 5, ∞, oder durch Abortus 4—1, apokarp mit auseinander tretenden freien Stylen. (Holzpflanzen, Kräuter.)

Ueber die Stellung dieser Ordnung, welche man früher wegen der freien Ovarien zu den *Polycarpicae* zu bringen pflegte, aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen des Andröceums vergl. Eichler, Blüthendiagr. II 252.

146. Clusiaceae. Blüthen polygamisch-diöcisch mit einem Rudiment des fehlenden Geschlechtes, selten ☿. A ∞ durch Spaltung, frei oder zu vielgliedrigen Bündeln vereinigt. Germen ein- oder unvollständig mehrfächerig mit an den Innenwinkeln der Fächer sitzenden Samenknospen; Stigmen strahlend, unmittelbar sitzend oder auf kurzem Stylus. (Holzpflanzen mit harzigen Säften und gegenständigen Blättern.)

147. Hypericaceae. Blüthen ☿. A ∞ durch Spaltung, zu 3 oder 5 vielgliedrigen antipetalen Bündeln vereinigt, welche häufig mit antisepalen Drüsen oder Staminodien alterniren. Ovarien $\underline{(3)}$ oder $\underline{(5)}$ mit vollständiger oder unvollständiger Fächerung und zweireihigen ∞ Samenknospen in jedem Fach an dicken Placenten; Stylen in gleicher Anzahl lang und frei. (Holzpflanzen oder Kräuter mit gegenständigen, drüsig punktirten Blättern.)

148. Elatinaceae. ☿. A n oder n+n mit einfachen Gliedern. Germen wie in Ordng. 147, aber die freien Stigmen fast sitzend. (Wasserpflanzen mit gegenständigen drüsenlosen Blättern.)

149. Dipterocarpaceae. ☿. Kelch zur Blüthezeit mit glockigem oder kurzem Tubus, zur Fruchtzeit auswachsend mit oft 2—3 flügelförmig gewordenen Blättern. A ∞ oder 5+5 oder selten 5. Ovarien $\underline{(3)}$ mit je 2 hängenden Samenknospen in den Fächern, oder bei unvollständigen Fächern mit mehreren vom Grunde aufsteigenden Samenknospen. (Bäume, seltener Sträuche, mit harzigen Säften.)

150. Chlaenaceae. ☿. K 3 C 5—6 A 10—∞ innerhalb eines Bechers inserirt, G $\underline{(3)}$ dreifächerig mit je 2 oder wenigen hängenden Samenknospen. Samen mit Endosperm. (Holzpflanzen.)

Klasse XXXIII: **Cistoideae.** Kelch und Corolle 5-gliedrig (ausnahmsweise tetramer), aktinomorph oder zygomorph, mit in verschiedener Weise sich deckender Präfloration. Andröceum iso- oder diplostemon, oder A ∞ ohne gesonderte Bündelbildung der Einzelglieder. Ovarien mehrere synkarp, vielfach G $\underline{(3)}$, durch die Randverwachsung einfächerig; Samenknospen ∞ anatrop an parietalen Placenten. Aufspringende Kapselfrüchte, seltener Beeren, zahlreiche Samen mit oder ohne Endosperm enthaltend. Blätter abwechselnd.

151. Ochnaceae (incl. *Sauvagesiaceae.)* ⊕ ☿. A 5 fruchtbar + 5 Staminodien, oder 5 + 5 fruchtbar oder 5 + 5 + 5 mit Ausbildung dieses oder jenes Cyklus zu Staminodien. Germen aus 3 Ovarien synkarp einfächerig mit einfachem terminalen Stylus *(Sauvagesieae,* viele *Ochneae),* oder aus 3—5 zur Apokarpie neigenden und nur durch einfachen (oft gynobasischen) Stylus verbundenen Ovarien bestehend. Embryo gerade, im Endosperm. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

Ueber die systematische Stellung dieser nicht zu den *Terebinthinae* gehörigen Ordnung vergleiche ENGLER in den Nova Acta Nat. Cur. Bd. XXXVII und EICHLER, Blüthendiagr. Bd. II, pag. 261.

152. Bixaceae. ⊕, ☿ oder polygamisch-diöcisch. A ∞ auf dickem, oft drüsigen Torus inserirt. Germen einfächerig mit 2—mehreren parietalen Placenten (ausnahmsweise durch deren Zusammenstossen gefächert: *Flacourtia* u. a.) und verwachsenem Stylus. Embryo gerade, im Endosperm. (Bäume, hohe Sträucher.)

153. Resedaceae. (↓) ☿. K und C 5 oder 4—8 mit ungleicher Grössen-Entwicklung der einzelnen Glieder; A meist 12—24 (selten wenige oder bis 40) in den Knospen nicht von den Petalen gedeckt. G $(\underline{2})$ oder $(\underline{3})$ bis $(\underline{6})$, einfächerig. Samen nierenförmig mit gekrümmtem oder gefalteten Embryo ohne Endosperm. (Kräuter oder niedere Holzpflanzen.)

154. Violaceae. (↓) ☿. Corolle mit absteigender Deckung; A 5 alternipetal, mit sehr kurzen Filamenten, oft unter sich zusammenhängend und mit einzelnen, nach der Zygomorphie geordneten ungleichen Gliedern. G $(\underline{3})$, seltener $(\underline{2})$—$(\underline{5})$, einfächerig. Samen eiförmig mit geradem, mitten im Endosperm liegenden Embryo. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

155. Cistaceae. ⊕ ☿. Kelch mit 2 äusseren kleinen, und 3 inneren in gedrehter Deckung angeordneten Sepalen; C 5 mit dem Kelche entgegengesetzt gedrehter Präfloration; A ∞ mit freien Filamenten; Germen einfächerig mit 3—5 parietalen Placenten. Embryo gekrümmt, gefaltet oder gerollt im Endosperm. (Sträucher oder Halbsträucher).

156. Tamariscineae. ⊕ ☿. Kelch mit gleichen nach 2/5 sich deckenden Sepalen, Corolle gedreht. Staminen iso- oder diplostemon, am Rande eines hypogynen Discus inserirt. Germen einfächerig mit 3—4 parietalen, oder häufiger im Grunde central zusammenhängenden Placenten. Embryo gerade, ohne Endosperm. (Holzpflanzen mit kleinen Schuppenblättern.)

Die drei folgenden Ordnungen sind als insectivore Pflanzen besonders durch ihre Blattorgane ausgezeichnet, worüber in Band I, pag. 119 u. flgd. das Nähere zu vergleichen ist. Die Nepenthaceen haben einen sehr von den übrigen Ordnungen abweichenden Blüthenbau.

157. Droseraceae. ⊕ ☿. K 5 C 5 A 5 G $(\underline{3})$, seltener A 20 and G $(\underline{5})$. Placenten im einfächrigen Germen parietal oder im Grunde central. Embryo klein, gerade, am unteren Ende eines reichlichen Endosperms. (Kräuter oder Halbsträucher mit drüsigen Fangblättern.)

158. Sarraceniaceae. ⊕ ☿. K 5 C 5 A ∞ G $(\underline{3})$ bis $(\underline{5})$. Ovarien bis zur Mitte eingeschlagen und zur Doppelplacente umgewendet. Embryo klein, gerade, inmitten oder am Grunde von reichlichem Endosperm. (Kräuter mit Schlauchblättern.)

159. Nepenthaceae. ⊕ und ♂, ♀. Corolle fehlend. Andröceum zur Säule verwachsen. G $(\underline{4})$ antisepal, vierfächerig mit zahlreichen auf den Scheidewänden sitzenden Samenknospen. Samen spindelförmig; Embryo gerade in der Achse des Endosperms. (Halbsträucher mit Kannen tragenden Blättern.)

Klasse XXXIV: **Cruciferae.** (Name von Ordnung 160 als Klassenname entlehnt; *Rhoeadinae* in EICHLER, Syllabus 4. Aufl. pag. 44). Kelch und Corolle 2- oder 4-gliedrig, aktino- oder seltener zygomorph. Andröceum nach dimerer oder tetramerer Entwicklung angeordnet, oft A ∞. Germen aus 2, 4 oder vielen synkarpen Ovarien mit parietaler Placentation. Früchte mehrsamig kapselartig, seltner durch Abortus einsamig nussartig; Endosperm fehlt oder ist vorhanden.

160. Brassicaceae *(Cruciferae* der Autoren). ⊕ ☿. K4 C4 A2 kurz + 4 lang $G(\underline{2})$. Germen durch falsche Scheidewand der Länge nach zweifächerig, mit an den parietalen Placenten sitzenden, der Scheidewand aufliegenden Samenknospen; reift zur Schote *(Siliqua, Silicula)* heran oder bildet seltener durch Abortus eine einsamige Nuss. Samen ohne Endosperm mit mannigfach gekrümmtem Embryo. (Kräuter oder selten Halbsträucher.)

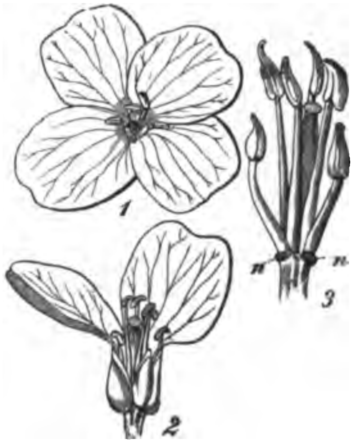


Fig. 37. (B. 585.)
Blüthen von *Cardamine pratensis* (aus Handbuch I., Fig. 20): 1. Blüthe von oben; 2. von der Seite nach Entfernung der beiden vorderen Petalen; 3. Andröceum und Gynäceum mit Honigdrüsen (n).

161. Capparidineae. ⊕ ☿. K4 C4 (selten 0, oder 2 oder 8); A6 gleichlang oder A ∞ nach 6—8 als Numerus; $G(\underline{2})$ bis $(\underline{8})$ auf längerem Stiel, einfächerig, zur schotenartigen vielsamigen Kapsel heranreifend. Samen ohne Endosperm mit gekrümmtem oder eingerollten Embryo. (Kräuter oder Holzpflanzen.)

162. Fumariaceae. ⊕ oder quer $\overset{\frown}{\underset{\smile}{\leftarrow}}$, ☿. K2 C2+2; A nach 2+2 entwickelt aber durch querzygomorphe Spaltung und Verwachsung in 2 alternisepalen Adelphien angeordnet, in denen die mittlere Anthere vollständig ist und die zwei seitlichen Antheren halbirt sind. $G(\underline{2})$, 1—∞ samig. Samen mit sehr starkem Endosperm und kleinem geraden Embryo. (Kräuter.)

163. Papaveraceae. ⊕ ☿. K2 abfallend, C2 + 2 A∞ $G(\underline{2})$—$(\underline{\infty})$. Germen einfächerig mit mehr oder weniger weit vorspringenden parietalen Placenten. Samen mit starkem Endosperm und wenig gekrümmten Embryo (Kräuter mit Milchsaft.)

Klasse XXXV: **Polycarpicae.** Blüthen in allen oder in einigen Organen spiroidisch nach K∞C∞A∞G∞, häufiger unter Abwechslung von Organcyklen mit spiroidischer Anordnung (beispielsweise KnC∞ A∞Gn) spirocyklisch[1]) oder es sind alle Organe cyklisch angeordnet und alsdann am häufigsten trimer, oder dimer, am seltensten pentamer in gewöhnlicher Alternanz. Blüthen zugleich aktino- oder seltener zygomorph, vollständig oder in Unterdrückung der einen oder anderen Organe apetal, mit bractealem Kelche, auch diklin. Staminen frei von einander, oft in staminodiale Nectarien übergehend. Ovarien von der Einzahl bis ∞ apokarp, ausnahmsweise durch Anordnung zu einem Cyklus mit einander in lose Verwachsung tretend, mit getrennten Stylen; Samenknospen anatrop. Embryo klein in reichem Endosperm.

164. Berberidineae. ☿ ⊕. K in 1—3 dimeren oder trimeren Cyklen, C und A in je 2 gleichzähligen Cyklen; Antheren mit Klappen aufspringend.

---

[1]) Vergl. die Anmerkung 1 auf pag. 243 dieses Bandes.

Ovarium $\underline{1}$ mit sehr kurzem Stylus und dickem Stigma; mehrere Samenknospen im Innern. Beerenfrüchte; Embryo gerade. (Sträucher oder Kräuter.)

165. Lardizabalaceae. ⊕ und ☿, ♀. K, C und A meist dicyklisch vom Typus der Ordnung 164. Ovarien $\underline{3}$, oder seltener 3+3 bis 3+3+3 apokarp, jedes einzelne Ovar vom Bau der Ordnung 164. (Schlingsträucher mit zusammengesetzten Blättern.)

166. Menispermaceae ⊕ und ♂, ♀. Blüthen vom Bau der Lardizabalaceen, aber nur je eine Samenknospe in jedem Ovar, in welcher sich ein gekrümmter Embryo ohne oder mit weniger reichem Endosperm entwickelt. (Schlingsträucher mit einfachen Blättern.)

167. Ranunculaceae. ⊕ oder (↓), ☿. Blüthen spiroidisch oder spirocyklisch; K mit 3, 4, 5 oder 3+3 Sepalen einsetzend, C häufig pentamer, A fast stets ∞, G 3 bis ∞ (in *Actaea* G 1 wie in Ordnung 164) mit 1 bis ∞ Samenknospen. Balgkapseln, Achänien, selten Beeren; Embryo am Grunde eines hornartigen Endosperms. (Kräuter, seltener Schlingsträucher.)

Vergleiche die ausführlichen Auseinandersetzungen über diese Ordnung oben, pag. 247 bis 249 mit Fig. 11—13, und pag. 273 mit Fig. 14 auf pag. 268.

168. Magnoliaceae. ⊕ ☿. Blüthen spiroidisch oder spirocyklisch nach dem Typus K 3 C ∞ A ∞ G ∞, in C und G auch 3+3; Andröceum und Ovarien auf stielförmig in der Blüthe aufsteigendem Torus inserirt. Früchte meist trocken und holzig; Embryo am Grunde eines fleischigen Endosperms. (Bäume, Sträucher.)

169. Anonaceae. ☿ ⊕. Blüthen spirocyklisch nach dem Typus K 3 C 3+3 A ∞ G ∞; seltener die Ovarien in geringer Zahl; Stylen kurz, Stigmen dick. Karpelle häufig fleischig und dadurch mit einander verschmolzene Haufenbeeren bildend; Embryo am Grunde eines durch eindringende Testastreifen »zerklüfteten« (ruminirten) Endosperms. (Bäume.)

170. Schizandraceae. ⊕ und ♂, ♀. Blüthen spirocyklisch im Typus der Ordnung 168, aber die Karpelle fleischig 2—3-samig. (Kletternde Holzpflanzen.)

Zweite Reihe: Monochlamydeae typicae.

Divisio L. Apetalae isomerae.

Blüthen monoklin oder häufig diklin, im Falle der Diklinie die Blüthen beider Geschlechter in den äusseren Beziehungen gleichartig, zu einander entsprechenden getrennten oder zu gemeinsamen Inflorescenzen verbunden. Perianth vom Kelchcharakter ohne entwickelte Corolle, aus einem, oder aus zwei alternirenden gleichartigen Cyklen, von denen der innere nach der Befruchtung anders auswachsen kann als der äussere (Polygonaceen), aus K 3, K 4, K 5, K 3+3 oder ähnlich gebildet mit freien Sepalen, oder sehr selten K ∞ in spiroidischer Anordnung; in einigen Ordnungen fehlt das Perianth völlig. Andröceum monocyklisch und antisepal, zuweilen di—tricyklisch und dann dem Doppelcyklus des Perianths gegenüberstehend; selten A ∞. Germen oberständig aus 1—mehreren Ovarien, sehr häufig einfächerig und einsamig; Samenknospen anatrop—orthotrop.

Diese Division enthält diejenigen Ordnungen, welche constant apetal sind und sich nicht als umgebildete Corollaten erweisen, zumal also nicht calyciflorisch mit hoch perigyner oder epigyner Insertion sind; ausgeschlossen sind von ihr ferner die durch verwandtschaftliche Combination an die Discifloren angereihten Apetalen; und ferner die durch centrale Placentation mit peripherisch gekrümmtem Embryo ausgezeichneten apetalen Caryophylleen, mit denen höchstens im Samenbau die Celtideen unter den hier vereinigten Ordnungen verglichen werden könnten. Blüthenstände als Kätzchen (*Amenta*, vergleiche Morphologie in Bd. I, pag. 697) kommen zwar auch in dieser Division einzeln vor und bereiten dadurch den Anschluss an die folgende letzte; aber die Regel bringt hier cyklisch geordnete Organe, deren Diagramm noch durch eine bestimmte Blüthenformel angebbar auftritt.

Klasse XXXVI: **Trisepalae.** Blüthen aktinomorph, mono- oder diklin. Kelch spiroidisch, oder cyklisch nach 2 + 2 oder häufiger 3, 3 + 3; Torus zu einer becherartigen Höhlung erweitert, aussen die Sepalen frei oder in Verwachsung tragend. Staminen 3—∞ in dem Becher oder an dessen Rande stehend, unter sich getrennt. Ovarien 1, oder G∞ apokarp, stets in jedem Ovar nur eine einzelne anatrope Samenknospe. Embryo mit albuminosem, oft aromatischen Endosperm, oder makroblast.

171. Myristicaceae, ⊕ und ♂, ♀. K(3) krugförmig mit klappiger Präfloration; A3—15 monadelph. In den ♀ Blüthen: G1 mit einer einzigen aufrecht-anatropen Samenknospe. Zweiklappig aufspringende Frucht mit Arillus um den Samen; Embryo klein am Grunde eines ruminirten Endosperms. (Bäume mit zerstreuten Blättern, aromatisch.)

Die Verwandtschaft mit den letzten Ordnungen der vorigen Division ist so unzweifelhaft, dass gerade aus diesem Grunde die Apetalen in dieser Weise in Anschluss gebracht sind. Es giebt vielleicht ausser diesem sicheren Anschluss an Corollaten nur noch den gewisser Urticoideen an Caryophyllinen für diese Division.

172. Lauraceae. ⊕ und ☿ oder ♂, ♀ durch Abortus. K(2 + 2) oder (3 + 3) rad-, kreisel- oder krugförmig. A meistens tricyklisch am Grunde oder Rande des Kelches inserirt, selten A∞, die äusseren Staminen mit introrsen, die inneren mit extrorsen Antheren und basalen Doppeldrüsen, die Antheren mit Klappen aufspringend. Germen frei im Kelche, einfächerig mit einer hängenden anatropen Samenknospe. Stein- oder Beerenfrüchte; Embryo gerade ohne Endosperm. (Bäume, Sträucher mit glänzenden, zerstreut stehenden, ätherisches Oel enthaltenden Blättern; *Cassytha*: parasitische Kräuter.)

173. Monimiaceae. ⊕ und ♂, ♀. K(4) oder (5) bis (8) einem scheibenförmig ausgebreiteten Becher angewachsen, seltener K∞ spiroidisch angeordnet um den Becher stehend. Staminen ∞ oder seltener A8, A5, der Innenwand des Bechers inserirt; Antheren mit doppelten oder gemeinsamer Längsspalte aufspringend. Ovarien ∞ apokarp im Becher stehend, mit je einer aufrechten oder hängenden Samenknospe. Embryo gerade, mit viel Endosperm. (Aromatische Holzpflanzen.)

174. Calycanthaceae. ⊕ und ☿. K ∞ spiroidisch angeordnet, dem zu hohlem Becher umgestalteten Torus entspringend; A∞ auf einem Ringe am Becherrande entspringend, Antheren zweifächerig extrors; G∞ auf der Innenwand des Bechers inserirt mit je einer aufrechten Samenknospe. Zahlreiche Achänien ohne Endosperm; Embryo mit eingerollten Kotyledonen. (Sträucher mit gegenständigen Blättern, aromatisch.)

Es scheint ohne Zweifel, dass diese Ordnung die Stellung der Monimiaceen zu theilen hat. Gegen ihren Anschluss an die Rosaceen, wozu der hohle Becher mit zahlreichen apokarpen Ovarien verführt, sprechen sich auch BENTHAM und HOOKER in Gen. plant I, pag. 15—16 aus.

Klasse XXXVII: **Ochreatae.** Blüthen aktinomorph oder zygomorph, grösstentheils monoklin. Kelch dicyklisch nach $K2+2$ oder $K3+3$, in den zygomorphen Blüthen oft mit Abortus von Gliedern, getrenntblättrig oder in einen Tubus verwachsen, grün oder ein corollinisches Perigon darstellend. Andröceum in der Regel dicyklisch di- oder trimer, aber durch Spaltung einzelner und Abortus anderer Glieder zwischen 1 und ∞ (etwa 15) schwankend, auf dem Torus im Grunde des Kelches und mit ihm in Alternanz inserirt. Ovarien $(\underline{3})$ zu einem einfächerigen Germen verwachsen, seltener $G(\underline{2})$; im Fache eine einzige aufrecht-orthotrope Samenknospe. Embryo in stärkemehlhaltigem Endosperm mit aufwärts gerichteter Radicula.

175. Polygonaceae. Charakter der Klasse. (Kräuter, seltener strauchige oder schlingende Holzpflanzen, mit knotig-gegliedertem Stengel und Blatttuten, *Ochreae*, über der Blattstielinsertion. Abweichend im Habitus die Unterordnung *Eriogoninae.*)

Klasse XXXVIII: **Urticoideae.** Blüthen aktinomorph, diklin oder polygamisch oder seltener monoklin. Kelch monocyklisch tetramer oder pentamer, auf dem (nicht scheibenförmig erweiterten) Torus getrennt oder mit kurzer Tubusbildung inserirt, kelchartig grün oder trockenhäutig, oft unscheinbar oder ganz fehlend zumal in ährenartigen Infloresсenzen, welche durch grosse Bracteen im Charakter den Kätzchen *(Amenta)* sich nähern. Andröceum dem Kelche isomer, seine einzelnen Glieder freiblättrig antisepal. Ovarien 1 bis 2 synkarp, ein- oder seltener zweifächerig mit 1—2 Stigmen; Samenknospe in Krümmung verschieden gebaut. Frucht durch Abortus oder im Blüthenplan einsamig mit homotropem oder antitropen geraden oder gekrümmten Embryo; Radicula aufwärts gerichtet.

176. Urticaceae. ♂, ♀ oder polygam. Kelch 4—5-theilig, zuweilen abortiv. Staminen isomer antisepal, mit elastisch abrollenden Filamenten. Ovar 1 mit einfachem Stylus oder Stigma, im Fache eine aufrecht-orthotrope Samenknospe enthaltend. Embryo antitrop, gerade in wenig Endosperm. (Bäume, Kräuter, ohne Milchsaft.)

177. Cannabineae. ♂, ♀. Kelch in den ♂ Blüthen 4—5-blättrig, in den ♀ abortiv. Staminen dem Kelch isomer, antisepal mit geraden aufrechten Filamenten. Ovarien (2) einfächerig, mit zwei, meist ohne Stylus sitzenden Stigmen; im Fache eine campylotrope hängende Samenknospe. Embryo zusammengerollt ohne Endosperm. (Kräuter ohne Milchsaft.)

178. Ulmaceae (incl. *Celtideae*). ☿ oder polygam. Kelch 4—5-spaltig oder 4—5-blättrig. Staminen dem Kelch isomer oder seltener in doppelter Anzahl mit getrennten, geraden Filamenten. Ovarien (2) in ein ein- oder zweifächeriges Germen verwachsen, mit zwei Stigmen; in jedem Fache eine einzelne von der Wand nahe der Spitze herabhängende Samenknospe. Frucht einsamig mit geradem oder gekrümmten Embryo, und wenig oder ohne Endosperm. (Bäume ohne Milchsaft).

179. Moraceae (incl. *Artocarpeae*). ♂, ♀ in kopf- oder scheibenartigen Infloresсenzen. Kelch 3—4-theilig oder fehlend. Staminen dem Kelch isomer, antisepal. Ovarien (2) in ein einfächeriges Germen verwachsen, mit zwei Stigmen; im Fach eine einzelne, mehr weniger gekrümmte oder gerade Samenknospe, so angeheftet, dass die Mikropyle nach oben gerichtet ist. Embryo gekrümmt oder gerade. (Bäume, Sträucher, meistens mit Milchsaft, selten Kräuter.)

Klasse XXXIX: **Piperoideae.** ☿ oder seltener diklin. Blüthen in langen, ähren- oder kolbenartigen Inflorescenzen zusammenstehend, ohne Perianth. Staminen 2, 3 oder 2+2, 3+3, seltener mehr. Ovarien 1 bis (4), im Falle der Mehrzahl synkarp mit oberwärts auseinanderweichenden Stylen; in dem Ovar oder in dessen Fächern je 1—∞ orthotrope Samenknospen. Embryo im Embryosack an der Spitze eines reichlich entwickelten Perisperms eingeschlossen.

180. Saururaceae. Staminen 3—6 im Cyklus um das aus 3—4 Ovarien gebildete Germen, seltener demselben unten angewachsen. Germen mehrfächerig mit centraler, oder einfächerig mit parietaler Placentation, Samenknospen zu 2—8 an den Placenten. (Wasserkräuter.)

181. Piperaceae. Staminen 2, 3 oder 6—∞ das einzelne, einfächerige Ovar mit einer einzelnen sitzend-aufrechten Samenknospe umgebend. Radicula in der einsamigen trockenen Beere aufwärts gerichtet. (Holzpflanzen oder saftige Kräuter.)

182. Chloranthaceae. Blüthen ☿ oder ♂, ♀. A und G wie in Ordnung 181, aber die einzige Samenknospe orthotrop aus dem Gipfel des Faches herabhängend; daher die Radicula der Steinbeere abwärts gerichtet. (Sträucher, Kräuter.)

Anhang. Hier folgen mehrere Ordnungen von zweifelhafter Verwandtschaft, welche, wenn sie nicht mehrere eigene Klassen bilden sollen, zu den übrigen keinen deutlichen Anschluss zeigen:

183. Ceratophyllaceae. Blüthen ♂, ♀. Perianth durch eine 10 bis 12-theilige Hülle dargestellt; A∞ in den ♂, G 1 einfächerig mit einer einzelnen hängenden orthotropen Samenknospe in den ♀ Blüthen. Embryo antitrop ohne Endosperm, mit kurzer Radicula und mehrblättrigem Cauliculus. (Untergetaucht schwimmende Wasserkräuter.)

184. Podostemaceae. Blüthen ☿. Perianth K 2 von staminodialem Aussehen in einer Hülle; A 1 oder A 2 an der ventralen Blüthenseite, G (2) oder (3) mit mehreren anatropen oder amphitropen Samenknospen in den Fächern und 2 endständigen Stigmen. (Thalloidische, auf das Substrat hingestreckte Kräuter von lebermoosartigem Habitus.)

185. Batidineae. Blüthen ♂, ♀. Männliche Blüthen getrennt, K 4 von einer häutigen Hülle umschlossen; A 4 mit dem Kelch in Alternanz. Weibliche Blüthen zu fleischigen Aehren verwachsen, ohne Perianth und Hülle, aus 8—12 verwachsenen Gynäceen bestehend, jedes vierfächerig, im Fach je eine aufrecht-anatrope Samenknospe. Samen ohne Endosperm. (Strauchige Salzpflanzen mit gegenständigen Blättern.)

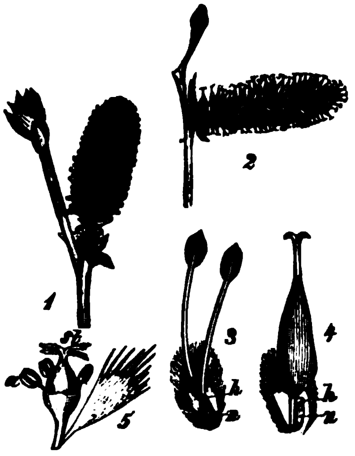
186. Leitneriaceae. Blüthen ♂ ♀, die beiden Geschlechter in kätzchenförmigen Aehren. ♂: K o A∞. ♀: Hülle aus ungleichen Schuppen, am Grunde in eine Scheibe verwachsen; A o G 1 sitzend einfächerig mit langem Stylus und einer seitlich angehefteten amphitropen Samenknospe. Embryo gerade mit aufwärts gerichteter Radicula; Endosperm dünn. (Sträucher mit abwechselnden Blättern.)

187. Lacistemaceae. Blüthen ☿. K o oder 2—6 getrennt, borstenförmig; A 1 auf einem Discus inserirt, G(3) einfächerig; 3 parietale Placenten mit je 1—2 hängend-anatropen Samenknospen. Kapsel durch Abortus einsamig; Embryo gerade; Endosperm stark. (Holzpflanzen.)

Divisio M. Dimorphantae diclines.

Blüthen diklin: die ♂ in Kätzchen oder kätzchenförmigen Aehren, aus bestimmten (seitlichen) Knospen hervortretend mit Laubblättern oder ohne solche, nach der Pollenproduction mit ihrer Inflorescenzachse abfallend; die ♀ ebenfalls in Kätzchen, oder zu wenigen in becherartigen Hüllen eingeschlossen, oder in armblüthigen Aehren, häufig in von den ♂ Kätzchen gesonderter Stellung an endständigen oder seitlichen Trieben entspringend. Perianth oft fehlend und durch Bracteen ersetzt, oft vom Kelchcharakter in wenigen grünen Blättern, in den ♀ Blüthen häufig mit dem Germen verwachsen. Andröceum in der Regel in undeutlich gestellten Haufen auf der Unterseite der Kätzchenschuppen oder in deren Achseln zu 2—6 oder seltener ∞, sehr selten zusammen mit dem kelchartigen Perianth antisepal cyklisch geordnet. Gynäceum aus wenigen, meistens 2—3, synkarpen Ovarien mit 1—∞ anatropen oder orthotropen Samenknospen. Embryo makroblast ohne Endosperm. (Alle Ordnungen enthalten nur Bäume und Sträucher.)

Klasse XL: **Juliflorae.** ♂ und ♀ Blüthen in einander entsprechenden ähnlichen seitenständigen Kätzchen, oder die ♀ Blüthen in armblüthigen Aehren auf beblätterten Trieben. Germen einfächerig.



(B. 586.) Fig. 38.

1 und 2 ♂ und ♀ Kätzchen von *Salix*, 3 und 4 ♂ und ♀ Blüthen; 5 abnorme monokline Blüthe.

188. Salicineae. Diöcisch mit gleichartigen, seitenständigen Kätzchen beider Geschlechter. Perianth fehlend; im Grunde der Bractee ein Nectarium oder becherförmiger Discus. ♂: A 2—∞; ♀: G$(\underline{2})$ im Discus sitzend, oder gestielt neben dem Nectarium; zahlreiche anatrope Samenknospen an 2 parietalen Placenten. Vielsamige Kapsel.

189. Juglandineae. Monöcisch mit getrennten oder vereinigten Inflorescenzen. Staminen an der Basis von perianthartigen Schuppen zu 4—∞ inserirt, mit diesen der Innenseite der Bracteen angewachsen. Germen von einer 3 bis mehrzähnigen Hülle (Kelch?) umschlossen und durch diese unterständig, mit 2 oder 4 Stigmen und einer einzelnen aufrecht-orthotropen Samenknospe. Einsamige Nuss, von der mit auswachsenden Hülle umschlossen, mit antitropem Embryo.

190. Myricaceae. Monöcisch oder diöcisch mit gemeinsamen oder getrennten Inflorescenzen; Perianth fehlend, A 2—16 oder G$(\underline{2})$ in der Achsel von Bracteen; Stigmen 2, im Grunde des Faches eine einzelne aufrecht-orthotrope Samenknospe. Embryo in der Steinbeere antitrop.

191. Casuarinaceae. Monöcisch oder diöcisch, die ♂ Blüthen in ährenförmigen, die ♀ in kopfförmigen Kätzchen. ♂: 2+2 Bracteen ein Perianth bildend, A 1 central. ♀: P0 G$(\underline{2})$ mit 2 Stigmen und zwei collateral aufsteigenden hemi-anatropen Samenknospen. Fruchtkätzchen zapfenartig, im Perikarp durch Abortus nur ein Same. (Zweige ohne entwickelte Blätter, gegliedert.)

Klasse XLI: **Cupuliferae.** ♂ Blüthen in Kätzchen, ♀ Blüthen in Kätzchen mit zu einer Hülle verwachsenen Deck- und Vorblättern oder zu wenigen in becherförmiger Hülle eingesenkt. Germen zur Blüthezeit mehrfächerig mit 1—2 anatropen Samenknospen in jedem Fach; Pericarp zur Fruchtreifezeit durch Abortus einfächerig einsamig.

Mehrere, durch Uebergänge mit einander verbundene Ordnungen, von denen die erste die vorige Klasse mit dieser am deutlichsten verbindet, vielleicht nur vom Range von Unterordnungen, in welchem Falle die Gesammtordnung den Namen *Castaneaceae* zu führen hätte.

192. Betulaceae. Monöcisch, beide Geschlechter in Kätzchen. ♂ Blüthen zu 2—3 in Bracteen vereint, jede einzelne von K1 bis K4 umhüllt mit A2 oder A4 antisepal. ♀ Blüthen mit dreilappigen Bracteen zu drei oder zwei vereinigt, ohne Perianth: G(2) zweifächerig, in jedem Fach eine Samenknospe.

193. Corylaceae. Monöcisch. ♂ Blüthen in langen Kätzchen, ohne Perianth, mit mehreren Staminen; Filamente zweitheilig. ♀ Blüthen in Kätzchen oder kurzen Aehren, einzeln von Deckblatt und 2 Vorblättern umhüllt, mit rudimentärem dem Germen angewachsenen Perianth; $G(\overline{2})$ mit zwei langen Stigmen, unvollständig zweifächerig, in dem entwickelten Fache mit zwei hängenden Samenknospen.

194. Fagaceae. Monöcisch. ♂ Blüthen in dicht- oder lockerblüthigen Kätzchen mit einfachem kelchartigen Perianth; A5—20 im Kelchgrunde inserirt. ♀ Blüthen zu 1—5 in einer aus 4 (sich trennenden oder verwachsen bleibenden) Hochblättern gebildeten »Cupula«; Perianth mit dem Germen verwachsen, meistens 6-zähnig; $G(\overline{3})$, oder $(\overline{2})$ bis $(\overline{6})$, gefächert, in jedem Fach je zwei Samenknospen.

195. Balanopideae. Monöcisch. ♂ Blüthen in Kätzchen, mit einer Kelchschuppe am Grunde des Blüthenstieles; A5—6 sitzend, oder bis ∞. ♀ Blüthen einzeln in einer aus sich deckenden Bracteen verwachsenen Hülle sitzend, ohne Perianth; G(2) unvollständig zweifächerig, in jedem Fach mit zwei collateral aufsteigenden Samenknospen.

§ 4. Die Klassen und Ordnungen der Gymnospermen.

Uebersicht der Eintheilung. (Vergleiche die Auseinandersetzung auf pag. 299.)

I. Entwicklungsreich: Gymnospermae coniferae.

Divisio A. Gnetoideae. Einzige Klasse und Ordnung: 1. Gnetaceae.

Divisio B. Coniferae. Einzige Klasse dieser Division mit gleichem Namen; Ordnungen: 2. Taxaceae; 3. Cupressaceae; 4. Araucariaceae.

II. Entwicklungsreich: Gymnospermae cycadineae.

Einzige Division, Klasse und Ordnung: 5. Cycadineae.

Nachdem oben (pag. 301—303) die allgemeinen Blüthencharaktere der Gymnospermen den Angiospermen gegenüber und schon in den vorhergegangenen Abhandlungen der »Morphologie« und »Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane« die Entwicklung ihrer Befruchtungsorgane und ihrer Embryonen ausführlich geschildert waren, handelt es sich nur noch darum, die wenigen Ordnungen selbst auseinander zu halten und ihre Abstufung zu besprechen.

Während man früher die Coniferen und die Cycadeen als zwei Einzelordnungen, gleichwerthig beispielsweise den Cupuliferen oder Palmen unter den Angiospermen, auffasste und allmählich nur noch die Gnetaceen als dritte Ordnung, von den Coniferen abgezweigt, ihnen zuzufügen sich gewöhnte, scheint es richtiger, die beiden genannten Hauptgruppen als eigene Entwicklungsreiche aufzustellen, von derselben Abgeschlossenheit in dem abgestuften natürlichen System wie die ganzen Ordnungen der Mono- und Dikotylen, wenngleich jene aus nur wenig verschiedenen Formen vom Ordnungsrange sich zusammensetzen. Das unbestritten tiefere Entwicklungsreich nehmen dabei die Cycadeen ein, welche am deutlichsten von allen Blüthenpflanzen den morphologischen Vergleich mit den höheren Sporenpflanzen zulassen, dass ihre Samenknospen einem Sporangium der letzteren (also einem Makrosporangium der diklinen Pteridophyten) entsprechen mit dem Embryosack als einziger Makrospore, mit dem vor der Befruchtung auftretenden Endosperm im Embryosack als weiblichem Prothallium und mit mehreren rudimentären Archegonien an der von den Integumenten umschlossenen Spitze des Embryosacks, in dem sich dann schliesslich nach Abortus der übrigen doch nur ein einziger Embryo entwickelt. Und dieser Embryo fällt im gereiften Samen, vom Endosperm umschlossen, ab und entwickelt sich keimend weiter, wie es im Reiche der Blüthenpflanzen Regel ist.

In der Anlage dieser, Samenknospen-Makrosporangien bildenden Ei- oder Fruchtblätter zeigt die Gattung *Cycas* wiederum den niedersten Entwicklungsgrad, indem sie an demselben (unverzweigten) weiblichen Stamme dreierlei Blätter in dichter Spirale stossweise entwickelt, so dass bald diese, bald jene der drei Phyllom-Sorten hauptsächlich oder allein zur Neuausbildung gelangt: 1. schuppenförmige rudimentäre Blätter, 2. gefiederte Laubblätter, 3. fiederig zerschnittene Eiblätter mit entwickelten atropen Samenknospen am Ende der unteren sexuell metamorphosirten Fiedern. Es ist dies ein so überaus einfacher Aufbau der ganzen Pflanze, dass die Coniferen oder gar die Gnetaceen trotz der vielen mit den Cycadeen hinsichtlich der Gymnospermie gemeinsamen Eigenschaften weit genug getrennt erscheinen; auch zeigen jene ja in der Entwicklung der Placentarsprosse (»Samenschuppen, Fruchtschuppen«) in den Achseln der Deckschuppen (vergl. oben, Fig. 5 auf pag. 241) eine sehr viel weiter gegangene Metamorphose. Dieses und manches andere in Betracht gezogen, erscheint es als wahrscheinlich, dass wir in den jetzigen Gymnospermen wenigstens zwei getrennte Stämme vor uns sehen als Reste einer vergangenen grösseren Mannigfaltigkeit; dass Pflanzen vom Charakter der Coniferen und Gnetaceen direkte Stammpflanzen jetziger Dikotylen geworden seien, scheint möglich, wenn nicht wahrscheinlich, während andererseits die Cycadeen selbst keine Weiterentwicklung zu Angiospermen hin gehabt zu haben scheinen. —

Die trennenden Charaktere der Gymnospermen stellen sich also, kurz zusammengefasst, in folgender Weise dar:

I. Gymnospermae coniferae.

Blüthen diklin monöcisch oder selten diöcisch, mit rudimentärem Perianth oder nackt, stets auf besonderen, sich nach der Befruchtung oder Fruchtreife ablösenden, abgegliederten Achsen. ♂ Blüthen kätzchenartig gedrängt oder aus kugelig zusammengestellten Staubblättern gebildet, die Antheren 2—mehrfächerig oder zu mehreren, von der Unterseite eines schildförmigen Trägers hängenden Säcken entwickelt; Pollen mehrzellig. ♀ Blüthen aus aufrechten orthotropen, einem Discus eingesenkten, offenen oder unvollkommen von Bracteen umhüllten Samenknospen bestehend (Gnetaceen, Taxaceen), oder aus cyklisch—

spiroidisch angeordneten 3 — ∞ offenen, die Samenknospen auf der Oberseite oder auf einem placentaren Auswuchs tragenden Ovarien (Cupressaceen, Araucariaceen). Embryo mit 2 — ∞ Kotyledonen.

Divisio A: Ordnung 1. Gnetaceae. Blüthen mit rudimentärem Perianth, gewöhnlich K 2 A 1 oder 6 — ∞ zur Säule verwachsen, bei *Welwitschia* mit einem Rudiment des ♀ Geschlechts. Samenknospen mit stylusartig vorgezogenen Integumenten; Radicula im Samen aufwärts gewendet. (Gegliederte und schuppig-beblätterte, oder nur mit 2 jahrgangsweise sich verlängernden Blättern versehene rübenartige Holzpflanzen.)

Divisio B: Coniferae. Blüthen ohne Perianth, streng diklin.

2. Taxaceae. Staubblatt-tragende Kätzchen am Grunde von schuppenförmigen Bracteen umgeben; Filamente in ein Connectiv verlängert, Antheren meistens zweifächerig. Samenknospen einzeln oder zu wenigen ährenartig zusammengestellt mit oder ohne einfache Deckschuppen, aus denselben frei hervorragend und auf einem Discus stehend, orthotrop oder seltener auf dem Hinterlappen des dreilappigen Discus anatrop, mit diesem Bau entsprechender Lage der Radicula im offen daliegenden Samen. (Bäume, Sträucher mit breiten mehrnervigen oder schmal-nadelförmigen Blättern.)

3. Cupressaceae. Staubblätter ∞, aus kurzem Filament in ein schuppiges oder excentrisch-schildförmiges Connectiv verlängert mit 2—12 der Länge nach aufspringenden Pollensäcken. Fruchtblätter (in der Regel schildförmig) wenige, in 1 oder 2 (seltner mehreren) alternirenden Cyklen, mit 1—∞ am Grunde sitzenden orthotropen, mit der Mikropyle nach der Fruchtblattspitze hin gerichteten Samenknospen. Carpelle fest an einander schliessend; Radicula von der Zapfenachse fort gerichtet. (Sträucher, Bäume mit schuppigen oder nadelförmigen, oft in alternirenden Quirlen angeordneten Blättern und Harzgängen.)

4. Araucariaceae. Staubblätter ∞ in grossen, oft zusammengesetzten Kätzchen; Filament in eine breite, ein Connectiv darstellende Schuppe mit 2 Antherenfächern oder in einen Schild mit 3 — ∞ Pollensäcken auslaufend. Fruchtblätter ∞ spiroidisch angeordnet, flach, die Samenknospen umgewendet-orthotrop an einem placentaren Auswuchs (»Fruchtschuppe« im engeren Sinne, im Gegensatz zu »Deckschuppe« als dem äusseren Blatte) tragend. Carpelle zum Fruchtzapfen aneinandergeschlossen, durch Oeffnen die im Grunde verborgenen Samen freigebend; Radicula im Samen nach der Zapfenachse hin gerichtet. (Bäume mit Nadelblättern und Harzgängen.)

II. Gymnospermae cycadineae.

5. Cycadineae. Blüthen diklin diöcisch, ohne Spur von Perianth und Vorblättern zur Blüthe, die ♂ auf besonderen abgegliederten Achsen mit spiroidischer Phyllom-Anordnung, die ♀ entweder ebenfalls in spiroidischer Anordnung auf besonderen Achsen (Fruchtzapfen), oder aber als Fruchtblätter an derselben Hauptachse des Stockes zwischen den Laubblättern und Schuppenblättern in fortlaufender Spirale mit diesen entwickelt *(Cycas)*. Staubblätter als mit breitem Grunde ansitzende längliche Schuppen ausgebildet, auf deren Unterseite zahlreiche sich mit einem Querriss öffnende Pollensäcke, zerstreut oder rechts und links vom Mittelnerv der Schuppe geordnet, stehen. Fruchtblätter der Zapfenanordnung zu ähnlichen, rechts und links am unteren Rande je eine herabgeschlagene gerade Samenknospe tragenden Schuppen entwickelt; oder in der spiroiden Anordnung zwischen den Laubblättern fieder-

theilige, wenig entwickelte Blätter darstellend, deren untere Fiedern zu schräg abstehenden geraden Samenknospen umgebildet sind (meist 4—8). Samen durch das fleischige äussere Integument steinkernartig mit starkem fleischigen Endosperm, an dessen vorderer Spitze in eine Höhlung eingeschlossen der gerade Embryo mit zwei Kotyledonen liegt. (Unverzweigte Holzpflanzen mit säulenartigem oder knolligen Stamm und Fiederblättern.)

Geographischer Theil.

I. Abschnitt.

Ueberblick über die Entwicklung der Florenreiche in den jüngeren Erdperioden.

Es war in dem ersten (allgemeinen) Theile dieser Abhandlung auseinandergesetzt, wie man sich die gemeinsame, die gleichzeitige Herausbildung der in den verschiedenen Ordnungen des Systems ausgedrückten morphologischen Verschiedenheiten und die Beschränkung derselben auf bestimmte abgeschlossene Länder, die die Erhaltungs- oder die Entwicklungs-Heimathen eben dieser Pflanzenformen darstellen, im Umriss vorzustellen habe. Nachdem im zweiten Theile die morphologische Differenzirung der Blüthenpflanzen bis zu den Ordnungssippen herab für sich durchgeführt ist, knüpft die weitergehende Betrachtung an den anderen Punkt, an die verschiedenartige Ausgliederung der Erdoberfläche in Hinsicht auf den Besitz dieser oder jener Zahl von Ordnungen, Gattungen und Arten, mit anderen Worten: an die geographische Differenzirung derselben Blüthenpflanzen, wieder an.

Es ist oben (pag. 187, 188!) das Princip der Herausbildung von Florenreichen durch Klimawechsel und geologische Trennungen kurz besprochen; es ist gezeigt, wie aus einer allgemeinen Land-Flora von Blüthenpflanzen (mit beigemischten, oft sehr charakteristischen Sporenpflanzen) sich allmählich Besonderheiten im Norden und im Süden den gleichmässiger sich fortentwickelnden Tropen gegenüber herausstellten, und wie sich dann für die jetzige Erdperiode allmählich eine Reihe ziemlich scharf von einander abgesonderter Ländergebiete mit dem Besitz besonderer Pflanzenbürger entwickelte, die den Namen »Florenreiche« führen sollen und deren Ausdehnung, Lage und Charakterisirung den ersten Gegenstand für die systematisch-geographische Beschäftigung bilden wird.

Die Grundzüge dieser Absonderung sind oben (pag. 190—192) ebenfalls schon besprochen und die Florenreiche danach als tropische, boreale und australe zusammengefasst, auch die verschiedenen Anschauungen, welche über das Verhältniss der australen und borealen zu einander und zu den Tropen geltend gemacht werden können, genannt, und es ist endlich als ein Impuls zu stärkeren Wanderungen bald dieses bald jenes Florenelements nach dieser oder jener Seite hin die Theorie der periodischen Klimaschwankungen besprochen, welche zugleich als ein förderndes Mittel für Artumbildungen im kleineren Maasse auch in verhältnissmässig ruhigen Erd-Entwicklungszeiten genannt werden kann. — Auf dieser Grundlage ist jetzt die geographische Differenzirung, wie sie die Floren der Gegenwart zeigen, weiter zu schildern.

§ 1. Wanderungsfähigkeit, gegenwärtige Areale, Ursprungsgebiete der Sippen.

Alle Pflanzenarten, welche nicht mit einer (vorübergehenden oder dauernden) Ungunst der Verhältnisse zu kämpfen haben, erzeugen auf dem Wege vegetativer Propagation oder noch mehr sexueller Reproduction eine reichliche Nachkommenschaft, welche das von der Sippe augenblicklich besetzte Areal zu vergrössern strebt und darin mehr oder weniger Erfolg hat. Indem aber auch dort, wo eine Art fest angesiedelt war, unter der Ungunst der Verhältnisse andere Arten siegreich vordringen und jene von einem Theil ihrer alten Standorte verdrängen, während sie vielleicht an anderen Stellen selbst wiederum Erfolge über andere Concurrenten hat und sich neue Standorte erobert, entsteht eine stete Schwankung in dem von den Arten besetzten Areal, so dass man behaupten darf, dass sich die Areale in jeder Generation von Arten schon verändern.

Diese Veränderung wird häufig vom Rückschritt einer, vom Vordringen einer anderen Art begleitet sein, und in der Masse von Generationen, wie sie im Lauf einer Erdperiode auf einander folgen, können grosse Umwälzungen in dem Gesammtareal vor sich gegangen sein; sie bereiten gewissermaassen, indem sie unter natürlicher Zuchtwahl zu einer Differenzirung der Formen an verschiedenen Standorten zwingen, jene Umbildungen auch in den morphologischen Charakteren der Arten vor, von denen oben (pag. 231—233) ein Theil der Gattung *Cytisus* ein Beispiel lieferte. Selbstverständlich sind gewisse Zeiten mehr dem Bestehenbleiben der im Augenblick herrschend gewordenen Verhältnisse günstig, andere Zeiten wiederum mehr den Umwälzungen; aber weder giebt es jemals eine wirkliche dauernde Erhaltung noch eine plötzliche Vernichtung der bestehenden Verhältnisse, sondern es vollzieht sich stetig, bald langsamer bald rascher, ein Wechsel im Areal und Wesen der Arten.

Die Ausbreitungsfähigkeit der Arten ist sehr verschieden, ebenso wie ihre Fähigkeit, sich lange an demselben Standort im Boden zu erhalten; manche Arten scheinen einen raschen Wechsel zu scheuen, aber auch nur selten einen neuen Standort zu den alten hinzu zu erwerben, andere wiederum alljährlich darin zu wechseln. Flugapparate oder Stacheln an den Samen zum Festhaken im Pelze weidender Thiere, Schleudereinrichtungen beim Oeffnen der Früchte, Einhüllen der Samen in Fruchtfleisch als Einladung zum Genuss für Thiere und ähnliche Einrichtungen befördern die Ausbreitungsfähigkeit, ohne dass darum die hiermit ausgerüsteten Arten nothwendigerweise in jeder Generation ein grösseres Areal erlangen müssten; denn andere Arten mit geringer, aber um so stärker wirkender Verbreitung in unmittelbarster Nähe eines einmal eingenommenen Standortes können jene ersteren Arten um ebensoviel alte Standorte berauben, als sie neue gewonnen haben. Zuweilen aber sieht man die Gunst innerer Organisation und äusserer Bedingungen zum raschen Vorschreiten einer bestimmten Art in weiten Ländergebieten zusammenwirken und spricht alsdann von ihr als von einem deutlichen Beispiel für »Pflanzenwanderung«.

Aber der Ausbreitung sind bei allen Arten bestimmte, oft sehr enge Schranken gesetzt. Die Mannigfaltigkeit der Standorte in demselben offenen Lande ist eine so grosse, dass bei der Concurrenz so vieler Arten mit einander die geringsten Verschiedenheiten in der Bewässerung, Beleuchtung und chemischen Zusammensetzung der Erdkrume genügen, um die einen Arten hier, die anderen dort auszuschliessen und an ihrer Stelle günstiger organisirte Mitbewerber um den Boden zuzulassen. Man beobachtet dies leicht an dem Wechsel verschiedener Gräser oder Seggen auf den heimathlichen Wiesen oder Torfmooren, kann oft leicht eine Erklärung für die in die Augen fallenden Verschiedenheiten aus der Organisation der verschiedenen Besiedler geben, muss sie oft schuldig bleiben. Nicht selten werden sich auch einzelne Arten nur dadurch erhalten, dass sie an jener Stelle sind und seit lange da waren, vielleicht seit einer Zeit, welche ihrer Ausbreitung günstiger war als die Gegenwart; einmal fortgenommen würden manche Arten sich schwerlich wieder in derselben vollbesetzten Wiese oder Moorwiese ansiedeln können, wenn man ihre Samen zwischen die Grasdecke einstreute, während dieselben Samen im Schutze der einen gewissen Raum für sie schon in Anspruch nehmenden Mutterpflanze keimen und letztere später ersetzen können. So wird die Mannigfaltigkeit der Standorte in einem offenen Lande noch dadurch vervielfältigt, dass das offene Land an sich schon in einen Pflanzengarten verwandelt zu sein pflegt, in dem nur die der Vegetation durchaus feindlichen Standorte überhaupt unbesetzt sind. Indem sich z. B. grosse Strecken der Erde mit den mannigfaltigsten Wäldern bedeckt haben, sind neue und sehr zahlreiche Standorte entstanden, welche ebenso sehr eine grosse Menge von Mitbewerbern ausschliessen, als sie sich einigen wenigen für ihren Schatten günstig organisirten Arten öffnen und denselben hier, aber auch nur hier, eine gesicherte Erhaltung und Vermehrung gönnen.

So besitzt jedes noch so kleine Ländergebiet auf der Erde eine mannigfaltig zusammengesetzte Vegetation, und das Areal jeder Art, auch der am kräftigsten organisirten und sich ausbreitenden, ist ein zerrissenes Stückwerk, in welches überall andere Mitbewerber hineingreifen. An analogen Standorten findet sich dieselbe Art aber über ein mehr oder weniger grosses Stück der Erde zerstreut; ja es kann dieselbe in verschiedenen Ländern sogar an etwas verschiedenartigen Standorten vorkommen, weil die Mitbewerber um die Standorte im einen Gebiete nicht dieselben wie die im anderen Gebiete lebenden sind. Wie weit die Ertragungsfähigkeit verschiedener Standortsbedingungen bei vielen Arten überhaupt geht, zeigen die Freiland-Culturen unserer botanischen Gärten mit ihrer Mannigfaltigkeit aus den verschiedensten Ländern *mit im allgemeinen gleichartigen Klima*: die Arten ertragen diese Veränderungen oft nur mit der einzigen Schutzeinrichtung eines Blumentopfes, der für sie den Eingriff relativ stark organisirter Mitbewerber in ihr eigenes kleines Areal im Garten abwehrt.

Dem Vorkommen derselben Art an analogen Standorten über enge oder weite Ländergebiete setzt endlich das Klima eine bestimmte Schranke. Alle Lebenseinrichtungen der Pflanzen spielen sich zwischen bestimmten Minimal- und Maximaltemperaturen ab (Gesetz der »specifischen Nullpunkte«), fordern eine gewisse Zeitdauer und periodischen Wechsel anreizender und zum Stillstand zwingender Einflüsse, und fordern zur Erhaltung des Lebens eine bestimmte, den Transspirationsorganen entsprechende Wassermenge aus dem Boden und Feuchtigkeitsmenge in der Luft. Diese äusseren Einflüsse, welche in Abschnitt III. ausführlicher betrachtet werden sollen, werden unter der Bezeichnung »Klima« zusammengefasst, und eine die Lebensansprüche einer bestimmten Art irgendwie überschreitende Aenderung der Temperaturen, der Periode, der Wasserversorgung verwehrt dieser bestimmten Art den Eintritt in ein fremdes Gebiet und hemmt also ihre Ausbreitungsfähigkeit in der einen Richtung. Zwar sind die Ansprüche keiner Pflanze in so engen Grenzen eingeschlossen, dass geringe Aenderungen des Klimas ihres ursprünglichen Standortes nothwendigerweise zum Tode führen müssten, und manche Arten besitzen sogar einen weiten Spielraum für ihre Ansprüche oder eine leichte »Acclimatisation«, d. h. Gewöhnung an veränderte klimatische Bedingungen; aber irgend welche klimatische Grenzen sind unüberschreitbar, und wo sich dieselben an einzelnen Punkten der Erde (z. B. auf hohen, unter den Wendekreisen gelegenen Gebirgen) häufen und zwingend einstellen, sind diese zugleich die natürlichen Absonderungsgrenzen benachbarter Floren mit einander fernstehenden Pflanzenbürgern.

Es wird nach dem Angeführten die Grösse des Areals, welches eine bestimmte Art einnehmen kann, abhängen von ihrer Ausbreitungsfähigkeit, welche durch ihre eigene Organisation und Samenerzeugung mit »Disseminations-Einrichtungen« bedingt wird; von dem Reichthum an Standorten, welche sie zur Besiedelung für sich geeignet vorfindet, und wo es nicht allein auf die dichte oder spärliche Besetzung des Bodens von Mitbewerbern, sondern noch mehr auf *die geographische Lage des Ortes* ankommt, von dem aus sie ihr Areal vergrössern soll; und endlich von der Weite und Leichtigkeit ihrer Acclimatisation.

Die geographische Lage der Ausgangspunkte erfordert noch besondere Hinweise: eine in ihrer Ausbreitungsfähigkeit und Acclimatisation gut organisirte Art wird sich dennoch kaum durch Wanderung verbreiten können, wenn sie auf einer kleinen Insel mitten im Ocean und fern von anderen Inselgebieten lebt; auch in continentaler Lage wird ihr ihre Organisation nichts nützen, wenn sie z. B. in einem engen Thal eingeschlossen allseitig durch unübersteigbare locale Standortsschranken in ihrer Wanderung gehemmt ist. Mitten in einem grossen Ländergebiete mit gleichmässigem Klima wird die Ausbreitung einer Art am leichtesten möglich, und es findet sich daher auch die grösste Zahl grosser Art-Areale theils in den ein zusammenhängendes Gebiet bildenden Ebenen und Bergwäldern von Europa, Sibirien und Nord-Amerika in mittleren Breiten, theils in den tropisch-afrikanischen Savannen nördlich und südlich von den Guinea-Landschaften, oder in dem Wüstengürtel von der westlichen Sahara bis in das Herz von Asien.

Was wir jetzt vor unseren Augen sich vollziehen sehen, oder was in seinen Erfolgen aus den jüngst vergangenen geologischen Entwicklungen der Erde noch so klar und unzweideutig vor uns liegt, als wenn wir es fast selbst hätten wahrnehmen können, das muss in den alten Zeiten der Erde ebenso oder wenigstens den damaligen Zuständen angemessen ähnlich gewesen sein; unausgesetzt müssen die Wanderungen der Pflanzen ihre Areale verschoben und den Florenbestand der einzelnen Länder verändert haben. Wenn aber dann einmal in ein durch Wanderung erworbenes Areal Scheidelinien eingeschaltet wurden, wenn ein Meer trennend in ein weites Ländergebiet eindrang, eine Wüste entstand oder ein Schneegebirge sich erhob, so mussten die durch diese getrennten Areale zu gesonderter Weiterentwicklung der Theile führen und dadurch zu den verwandten «correspondirenden» oder »repräsentativen« morphologischen Formen hüben und drüben Veranlassung geben.

Es war bis jetzt immer nur von den Arealen der Arten die Rede, weil diese in der That die erste Grundlage darstellen, auf der die Pflanzengeographie aufzubauen hat. Es ist aber natürlich, dass etwas ähnliches wie für die Arten auch für die Gattungen und die folgenden höheren Sippen hinsichtlich ihrer Areale gelten muss, da der einheitliche Ursprung der Gattungen und sogar der Mehrzahl von Ordnungen dies so verlangt. Thatsächlich haben bei weitem die meisten Gattungen ein gut umgrenztes Areal, auch noch viele Tribus grösserer Ordnungen und selbst manche Ordnungen; die Mehrzahl der Ordnungen ist überwiegend entwickelt entweder in der tropischen, oder in der borealen, oder in der australen Abtheilung aller Länder, und viele Ordnungen sind auf nur eine dieser

Abtheilungen beschränkt. Dann aber hören die Arealbeschränkungen auf; die Klassen oder gar die Divisionen, welche nicht zufällig aus einer oder aus wenigen Ordnungen bestehen, haben keine bestimmten Areale mehr, sondern können in allen Theilen der Erde vorkommen. Bekanntlich sind die Oceane den meisten verschlossen und von der reich gegliederten Algenflora eingenommen; nur die »Seegräser« kommen auch in den Oceanen vor, die beiden zur XII. monokotylen Klasse *Helobiae* gehörigen Ordnungen Najadeen und Hydrocharideen. Die Hydrocharideen kommen in einer eigenen Tribus, den Thalassien, mit 3 Gattungen hauptsächlich im indischen Ocean vor, und die Najadeen finden sich in 5 oder 6 Gattungen viel weiter in tropischen oder in gemässigten Meeren verbreitet, ohne dass jedoch diese marinen Gattungen zu einer systematisch abgeschlossenen und von den verwandten Süsswasserpflanzen verschiedenen Tribus zu vereinigen wären. — Ueber die specielle Verbreitung der Seegräser s. ASCHERSON in Geograph. Mittheilungen Jahrg. 1871 pa. 241, in NEUMAYER's Anleitung zu wiss. Beob. auf Reisen pag. 359 und Actes du Congrés intern. de botan. à Amsterdam 1877.

Es ist schwierig, von der Arealgrösse bestimmter Sippen des Systems, der Arten, Gattungen, Ordnungen, klare allgemeine Auseinandersetzungen zu geben, weil die Verschiedenheit eine sehr grosse und der verschiedenen Natur der Heimaten jener Sippen entsprechende ist; überall giebt es mehr localisirte und weit verbreitete Formen gemischt, nur selten setzt sich die Flora eines kleinen gut umgrenzten Stückes der Erde entweder nur aus Sippen mit engem, oder nur aus solchen mit sehr weitem Areal zusammen. Doch erfordert das Interesse der Sache wenigstens den Versuch eines Eingehens.

ALPHONS DE CANDOLLE, der in seiner ausgezeichneten *Géographie botanique raisonnée*[1]) so ausgedehnte Untersuchungen über die Areale von Arten, Gattungen und Ordnungen angestellt hat, wie sie seitdem trotz aller anderen Fortschritte der Pflanzengeographie noch niemals wiederholt sind, hat einige auch heute noch gültige und höchst bemerkenswerthe Gesetzmässigkeiten aufgestellt. Hinsichtlich der Arten selbst, welche allerdings immer zugleich eine bestimmte Gattungs- und Ordnungszugehörigkeit besitzen und sich daher nur bei weit verbreiteten Ordnungen in ihrem Areal direct vergleichen lassen, hat er gefunden, dass von derselben Ordnung die in den nordischen, zumal nordpolaren Ländern vorkommenden Arten im Mittel ein sehr viel ausgedehnteres Areal besitzen als die übrigen Arten jener Ordnung (z. B. bei Campanulaceen, Salviaceen, Rosaceen, Brassicaceen.) Schon in der nördlich gemässigten Zone (vom Polarkreis bis gegen 30° n. B.) nimmt die Arealgrösse der Arten ab, ist aber immer noch grösser als innerhalb der Tropen (z. B. bei Asteraceen, Salviaceen, Acanthaceen, Rosaceen, Brassicaceen, Polygoneen;) aber von den Campanulaceen finden sich mehr Arten mit ausgedehntem Areal innerhalb der Tropen als in der nördlich gemässigten Zone, vielleicht in Folge der geringen Anzahl tropischer Arten. Am kleinsten wird jedoch das Areal in den australen Ländern, unter welcher Bezeichnung wir allgemein die südlichen Ausläufer der grossen Continentalmassen Afrika, Asien (d. h. Australien, Neu-Seeland) und Amerika zusammenfassen wollen, südlich von dem eigentlich tropischen Klima oder südlich von einer ungefähr mit dem Wendekreise des Steinbockes zusammenfallenden und sich an den Ostküsten der genannten Länder weiter als an den Westküsten gen Süden senkenden Grenzlinie. In diesen australen Ländern kommen verhältnissmässig sehr viele Arten mit sehr kleinem Areal vor, umgekehrt also ist an diesen Südspitzen der Continente die grösste Menge in kleinen Gebieten »endemischer« Arten[1]) aufgehäuft.

---

[1]) Paris und Genf 1855. Kapitel VII. besonders pag. 560, 563—594; Kap. XIV und XVI—XVIII. pag. 1135—1160.

Hiernach stellte A. de Candolle das Gesetz auf, dass im Rahmen derselben höheren Sippe die Arten ein um so kleineres Areal erhalten, je weiter entfernt vom Nordpol sie ihre gegenwärtige Heimat haben, und er gab auch sogleich als wahrscheinlichen Grund dafür den Zusammenhang der Ländermassen in nördlichen Breiten und ihre zunehmende Trennung von 50° oder 40° n. Br. südwärts gerechnet an. Diese Begründung ist ganz richtig; aber es wird sich zeigen, dass die Entwicklung der Erde seit der Tertiärperiode gerade unter diesen Umständen geographischer Lage auf eine derartige Vertheilungsweise der Pflanzenarten hinwirken musste, nicht nur die erschwerte Wanderung in den südlicheren Ländern an sich. Denn es ist auf eine Ausnahme hinzuweisen: südlich der genannten Continentalausläufer liegt noch, zerstreut in den südlichen Meeren, ein kleines Länder- und Inselgebiet, zu dem das Feuerland mit dem südlichsten Patagonien selbst gehört, die Maluinen, Süd-Georgien, Kerguelen etc.; in diesem Gebiete und in den floristisch ihm sich anschliessenden Hochgebirgen im südlichen Australien, Neu-Seeland und Chile nimmt die Arealgrösse der einzelnen Arten wieder zu, obgleich die an Fläche geringen Gebiete sehr weit auseinandergerückt sind und den Arten gar nicht Gelegenheit zu continuirlicher Ausbreitung gegeben wird; hier herrschen Verhältnisse der Verbreitung, welche an die so weit ausgedehnten nördlichen Ländermassen erinnern, wenngleich nicht jene Arealausdehnungen der Nord-Polargebiete selbst erreicht werden. Erst in den letzten Jahrzehnten ist die Flora dieser »antarktischen« Gebiete so bekannt geworden, dass die Verbreitungsgesetze für ihre Arten mit in Betracht gezogen werden können, während A. de Candolle sie unberücksichtigt lassen musste. Auch ist dessen genanntes Gesetz in der ausgesprochenen Allgemeinheit nicht ganz scharf für den Vergleich von Subtropen und Tropen, z. B. für den Vergleich der Areale im mediterran-orientalischen Florenreich und derer im tropisch-afrikanischen Florenreich; die ersteren sind im Durchschnitt sehr viel enger als die letzteren; die Areale in den Mittelmeerländern und im Orient wetteifern vielfältig an Kleinheit und an Häufung endemischer Formen auf einzelnen Gebirgen und kleinen Inseln mit den Antillen, mit den Sunda-Inseln und tropischen Gebirgsstöcken. Im übrigen aber bleibt das Gesetz gültig. —

Da, wie wir unten sehen werden, die Mehrzahl der als richtige Bürger einem bestimmten Florenreich zukommenden Pflanzenarten sich in den Grenzen dieses Florenreichs hält, so drückt sich auch die eben geschilderte Grössenverschiedenheit der Arten-Areale in den von den Florenreichen eingenommenen Flächen aus, wenigstens so, dass das nördlichste, sich über alle Continente erstreckende Florenreich um vieles umfangreicher ist, als die einzelnen an den Südspitzen derselben Continente liegenden Florenreiche, bis dann im antarktischen Florenreich wenigstens eine grössere Zerstreutheit der Standorte wieder eintritt. Uebrigens darf man diese Sachlage nicht so auffassen, als ob wegen der weiten Areale im Norden die Florenreiche dort ebenfalls in weite Grenzen gerückt wären und umgekehrt im Süden: sondern weil die Entwicklung der nördlichen Florenreiche dem Zusammengreifen grösserer zusammenhängender Ländermassen unter gemeinsame Veränderungen günstig war, die Entwicklung der australen Florenreiche sich aber auf kleinere und getrennte Räume beschränken musste, so sind in Folge hiervon die Areale der Arten im Norden gross, im Süden klein, und halten in den Tropen im Durchschnitt ein mittleres Maass.

---

[1]) Vergleiche über den Begriff der Endemismen das oben pag. 205 Gesagte.

Abgesehen von solchen Arten, welche, an der Grenze zweier oder mehrerer Florenreiche entstanden, sich in mehr als einem Florenreich haben ansiedeln und verbreiten können, giebt es auch eine geringe Zahl solcher, welche über sehr weite Länderräume verbreitet ein Areal von etwa $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ der Erdoberfläche besitzen, wenn man ihre äussersten Stationen durch Grenzlinien verbindet. A. DE CANDOLLE hat im Jahre 1855 eine Anzahl von 18 Arten Blüthenpflanzen zusammengestellt[1]) mit einem Areal gleich etwa der halben Landoberfläche.

Dieselben sind, systematisch geordnet, folgende: Monokotylen. Gramina: *Poa annua*, *Cynodon Dactylon*; Juncaceae: *Juncus bufonius;* Najadineae: *Potamogeton natans.* Dikotylen. Compositae: *Erigeron canadense, Eclipta erecta*, *Sonchus oleraceus;* Primulaceae: *Samolus Valerandi;* Solanaceae: *Solanum nigrum;* Labiatae: *Prunella vulgaris;* Calyciflorae: *Portulaca oleracea*; Salsolaceae: *Chenopodium murale, Ch. album;* Dianthaceae: *Stellaria media;* Cruciferae: *Capsella Bursa pastoris*, *Cardamine hirsuta;* Urticaceae: *Urtica urens*, *U. dioica.* — Das Areal von *Cardamine hirsuta* ist beispielsweise folgendes: Europa mit Ausschluss der arktischen Gegenden, ebenso Mittel- und Nord-Asien vom Kaspischen Meere bis Kamtschatka, und Nord-Amerika von Oregon im Westen und Kentucky im Osten nordwärts bis zu den arktischen Tundren; Gebirge in Algier, Abyssinien, Mauritius; im tropischen Asien auf den Nilgherries-Bergen und denen Ceylons; im tropischen und südlichen Amerika auf den Gebirgen Columbiens, in Chile (= *Cardamine flaccida* CHAM.), Buenos Ayres—Patagonien; im antarktischen Inselgebiet auf den Maluinen, in Auckland- und Campbell-Insel und Tristan d'Acunha; endlich in Tasmanien, Victoria, Neu-Süd-Wales und Queensland (montan!), Süd- und West-Australien.

Fast hundert Arten sind aufgezählt mit einem etwa $\frac{1}{3}$ der Erdoberfläche erreichenden Areal; unter diesen befinden sich viele subtropische Unkräuter, welche dem mittleren Europa fremd bleiben, während von den 18 zuerst genannten die Mehrzahl im mittleren oder gar nördlichen Europa häufig ist.

Als zweites Beispiel für eine Art dieser zweiten Abtheilung sei *Argemone mexicana* mit ihrem Areal genannt: Mittleres Nord-Amerika bis 30—40° nördl. Br., Mexiko, Peru, Brasilien, Chile; Sandwich-Inseln, Philippinen, Sunda-Inseln, indische Halbinsel; tropisches Afrika vom grünen Vorgebirge und Guinea bis zum Capland und Mauritius, St. Helena.

Ein anderes, durch die Discontinuität des Areals merkwürdiges Beispiel (vergl. oben, pag. 204—205) hat URBAN in den Berichten d. deutsch. bot. Ges., Bd. II, pag. 177, in *Hydrocotyle ranunculoides* hinzugefügt; dieselbe findet sich in Mittel- und Süd-Italien, Sicilien, Sardinien, Palästina und Transkaukasien; in Abessinien und auf Madagaskar; endlich in Amerika von den Vereinigten Staaten (Virginien) an über die Antillen, Mexiko, Ecuador, Bolivien, Chile bis zum östlichen und südlichen Brasilien, Paraguay und Nord-Argentinien.

Obgleich sich die Zahl dieser Arten von unverhältnissmässig weitem Areal vermehren lässt bei genauer Umschau, indem manche für verschieden gehaltene Arten sich als identisch erweisen, oder neue Standorte bei der Durchforschung ferner Länder entdeckt werden, so bleiben es doch immer wenige Arten im Vergleich mit der Masse von eng begrenzten. Immer ist die Zahl von Wasserpflanzen, entweder der untergetaucht schwimmenden oder der in Sümpfen aufrecht wachsenden, unter den weit verbreiteten Arten eine beträchtliche, z. B. in A. DE CANDOLLE's Liste 48 unter 117, und $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{5}$ von allen kann man als Begleiter oder Nachfolger der menschlichen Cultur betrachten; kein Baum befindet sich unter ihnen.

Diesen Arten mit weiter Verbreitung steht eine sehr viel grössere, aus Landpflanzen aller Vegetationsweisen gemischte Anzahl sehr eng beschränkter Arten gegenüber, deren Areal weit hinter demjenigen des Florengebietes (d. h. also der Unterabtheilung der Florenreiche) zurückbleibt, dem sie als Bürger angehören. Eine Zählung lässt sich kaum veranstalten, da der Begriff des »eng beschränkten« Areals wechselnd ist und auch je nach Umständen sein muss; in den nördlichen Florenreichen würde schon eine Art, welche sich in einem Areal von der Grösse Englands hält, als beschränkt gelten müssen; in dem südafrikanischen Florenreich würde ein solches Areal als ein ausgedehntes zu gelten haben, weil das ganze Florenreich dort nicht über mehr Plätze verfügt.

---

[1]) Géogr. bot. rais., pag. 564—581.

Doch lassen sich immerhin Pflanzen-Areale mit einander vergleichen, welche in allen Florenreichen absolut klein sind, auf einen einzelnen Bergstock oder eine einzelne Bergkette, auf ein einzelnes Thal oder eine abgegrenzte kleine Hochebene u. s. w. sich beschränken. Diese giebt es in allen Florenreichen, aber sie sind im nördlichen Reich am seltensten, am häufigsten im südwestlichen Capland und im südwestlichen Australien. Aus den deutschen Alpen ist die Scrophulariacee *Wulfenia carinthiaca* durch ihr kleines Areal an der Kühweger Alp berühmt geworden; die zu den Gesneraceen gehörigen *Ramondia*-Arten haben in den Pyrenäen, besonders aber in Serbien beschränkte Verbreitung. In Persiens Hochgebirgen findet sich eine charakteristische Primulacee, die Gattung *Dionysia*, in 12 polsterförmige Rasen bildenden Arten, von denen 10 nur ein einziges Mal, zum Theil an weit von einander entlegenen Standorten beobachtet worden sind; dieselben werden wenigstens ein nicht weit zerstreutes Areal besitzen, da sie sonst schon anderswo gesammelt worden wären. Von den Balearen waren seit lange 8 Arten als auf diese Inselgruppe beschränkt (»endemisch«) bekannt; durch die Untersuchungen jüngster Zeit hat sich die Zahl der Arten und Unterarten mit nicht über die Inseln herausgehendem Areal auf fast 30 gehoben. Sardinien zählt eine Blüthenpflanzen-Flora von ca. 1700 Arten; darunter sind 47 bis jetzt als streng endemisch zu betrachten[1], und alle diese Arten haben überhaupt kein grosses, einige ein sehr kleines Standorts-Areal; noch reicher an beschränkten Arealen ist die Insel Corsika mit 58 endemischen Arten, und 38 weitere Arten theilen ihre Standorte nur zwischen diesen beiden Inseln. Die berühmte *Sequoia gigantea* der californischen Sierra Nevada war ursprünglich nur in einem einzigen Thale mit einem Bestande von kaum 100 Bäumen entdeckt; später ist allerdings noch ein zweiter, reicherer Gebirgsabhang als neuer Standort dazugekommen. Auf den Itatijahy als höchsten Berg in Süd-Brasilien scheinen sich mehrere Arten (z. B. eine Bromeliacee) zu beschränken; eine charakteristische Palmenform, *Glaziova* als Untergattung von *Cocos*, ist wild nur auf einem kleinen Gebiet derselben brasilianischen Bergzüge. Aber die grösste Zahl beschränkter Standorte scheint auf dem kleinen Raume des südwestlichen Caplandes vorzukommen; Drège[2], der das ganze Capland nach allen Richtungen hin botanisirend durchforscht und über 7000 Arten dort gesammelt hat, hat dennoch 58% dieser Gesammtzahl in nur einem einzigen Distrikte des Landes aufgefunden, die Eintheilung jener Flora zu 20 solchen Distrikten angenommen; viele Arten sind bisher nur an einem Standorte gesammelt oder es ist wenigstens auch in der neueren grossen *Flora capensis* kein grösserer Standortsreichthum angezeigt; von den vielen *Erica*-Arten sind einige nur in einigen Schluchten des Tafelberges gesammelt, obwohl ähnliche Berggegenden in der Nähe oft durchstreift worden sind. — Jene Inseln, welche weiter von continentalen Florenreichen abgelegen sich selbständig haben entwickeln müssen, schon die Azoren und Canaren, besonders die Sandwich-Inseln, St. Helena, die Gallapagos-Inseln, auch antarktische Inseln wie Tristan d'Acunha und sogar noch Kerguelen-Insel, stecken natürlich voll von endemischen Arten, denen allerdings durch die Oceane die weitere Verbreitung versagt war. Jedenfalls sieht man, dass die Zahl der Arten mit sehr kleinem Areal eine nicht unbeträchtliche, eine erheblich grössere als jene für Arten mit weitem Areal sein muss.

---

[1] Nach Barbey, Florae Sardoae Compendium, 1885, pag. 10—17.

[2] Siehe Drège und Meyer, Zwei pflanzengeographische Documente. Beiträge zur Regensburger Flora 1843, Bd. II.

Ueber die Gattungs-Areale lässt sich noch weniger Allgemeines sagen. Hält man an der monophyletischen Bildungsweise der natürlich abgegrenzten Gattungen fest (siehe oben pag. 218), so ergiebt sich daraus, dass die verwandten Arten in nicht zu weit von einander entfernten und gleichartig klimatisirten Ländern sich finden müssen und dadurch von selbst eine gewisse Grenze für das Areal ihrer Gattung bewirken. Dabei wird eine aus in ihrer Verbreitung beschränkten Arten bestehende Gattung, wie z. B. die obengenannte *Dionysia*, durch Aneinanderreihen der verschiedenen Arten-Areale ein sehr viel grösseres Areal erlangen als jede einzelne derselben, während andere Gattungen kaum ein grösseres Areal zu besitzen brauchen als die am weitesten verbreitete Art aus ihrem Formenkreise. So ist es z. B. mit der Gattung *Parnassia*, von der die eine sehr weit im nördlichen Florenreich verbreitete Art *P. palustris* nur an einigen wenigen Stellen von dem Verbreitungsgebiet der anderen Arten überflügelt wird. Im Durchschnitt müssen aber selbstverständlich die artenreichen Gattungen ein weit grösseres Areal als die Arten selbst annehmen, weil immer die Aussicht vorhanden ist, dass die eine oder andere Art mit grosser Verbreitungsfähigkeit und Acclimatisation den Gattungstypus hier oder dort in ein ursprünglich fremdes Florenreich überträgt und dort in einer neuen Fülle Arten zur Entwicklung bringt. Während man daher nach einer Reihe von Durchschnittsprüfungen sagen darf, dass häufig das Areal der Gattung die einzelnen Durchschnitts-Areale ihrer Arten um das 3- oder 4-fache übertrifft, ohne dass der Reichthum an Arten allein schon an diesem Verhältniss wesentlich ändert, so giebt es andererseits auch Gattungen mit sehr weitem Areal, mit Arten in allen möglichen Florenreichen.

Eine solche ist z. B. die aus der mitteleuropäischen Flora sehr bekannte Gattung *Epilobium*. Hier sehr häufig, und ebenso durch das ganze nördliche Florenreich in Asien und Nord-Amerika verbreitet folgt sie im westlichen Continent über Kalifornien südwärts hinaus der Andenkette und ist in mehreren hochandinen Arten von Venezuela bis Peru, Chile und auch dem nordwestlichen Argentinien verbreitet; in Asien geht sie nach Japan und südwärts darüber hinaus, ist auf den Khasia-Hills, wahrscheinlich auch weiter südwärts zerstreut, dann wieder im südöstlichen Ausläufer des asiatischen Continents mit einer Art im ganzen südlichen Australien, und besonders häufig in Neu-Seeland, wo 17 nicht-europäische Arten auftreten. Auch auf den Gebirgen Süd-Europas und des Orients ist sie in neuen Arten vertreten; dieselben sind zwar als solche wohl begründet, gleichen aber doch — wie man aus den neuen monographischen Sammel- und Abbildungswerken von HAUSKNECHT u. BARBEY *(Genus Epilobium illustratum)* ersehen kann — ungemein den bekannten mitteleuropäischen Typen, so dass man beim Anblick dieser kalifornischen, chilenischen, indischen oder neuseeländischen Arten nicht wie sonst in eine dem Mitteleuropäer fremde Welt gerückt wird. Hier ist also die deutliche Einheit der Heimat verloren gegangen. — Aehnliche Gattungen Europas mit so sehr ausgedehntem Areal sind beispielsweise noch *Carex*, *Juncus, Vaccinium, Rubus* und *Anemone*. Gattungen mit sehr verschiedenem morphologischen Charakter in den verschiedenen Florenreichen, aber mit bedeutender Artenzahl und sehr weitem Areal sind beispielsweise *Senecio, Solanum, Euphorbia*.

Wenn artenreiche Gattungen ein sehr kleines Areal besitzen, so kann dies nur daher rühren, dass sie streng monophyletisch durch die Schranken ihres heimatlichen Florenreiches zusammengehalten wurden, wie es mit manchen Gattungen im Caplande der Fall ist *(Selago)*; andere sind gewöhnlich auf Inseln entwickelt, welche zwar eine Entfaltung zu Artverschiedenheiten, aber keine Auswanderung gestatteten. So z. B. die Mehrzahl jener baumbildenden Compositen-Gattungen, welche oben (pag. 204) angeführt sind, eine Reihe anderer Gattungen von den Sandwich-Inseln, z. B. die Rubiacee *Kadua* mit allein 13 Arten, *Delissea* mit 24 Arten, die Labiaten *Phyllostegia* mit 14 und *Stenogyne* mit 17 Arten, Beispiele, welche durch ihre grossen Zahlen das Wesen der Sache genügend beleuchten.

Von den Ordnungen in Hinsicht auf Arealgrösse wird im II. Abschnitt noch ausführlicher die Rede sein; hier genüge es einstweilen hervorzuheben, dass viele von ihnen den grössten Theil der Erdoberfläche erobert haben, so aber, dass ihre Tribus, mindestens aber ihre Gattungen auf kleinere Ländergebiete beschränkt sind. Eine grosse Zahl von Ordnungen hat sich allein in den tropischen Florenreichen erhalten oder neu entwickelt, ein anderer Theil in den borealen, ein dritter in den australen Florenreichen, wenn auch Uebergriffe von dem einen in das andere Erddrittel durch Wanderung einzelner Gattungen häufig sind; viele Ordnungen sind den tropischen und australen Florenreichen mehr gemeinsam, als den tropischen und borealen. Eine kleine Zahl gewöhnlich nur mit wenigen Gattungen auftretender Ordnungen hat in den australen Florenreichen ein ziemlich eng begrenztes Areal.

Die Frage nach dem geographischen Ursprunge der Sippen, zunächst der Arten, ist mit Vorsicht zu beantworten und darf nicht immer nach dem augenblicklichen Zustande ihres Areals abgeurtheilt werden. Glaciale Arten, welche wir jetzt in weitem disjuncten Areal von den Nordpolarländern durch Canada Sibirien, Skandinavien hindurch bis zu den Pyrenäen, Alpen, Karpathen, Kaukasus, Thianschan, Himalaya, ostasiatischen Hochbergen, Rocky-Mountains bis Colorado und Neu-Mexiko, Alleghanies oder White-Mountains als »arktisch-alpine« Bürger verbreitet finden, können im hohen Norden ihren einstigen Ursprung gehabt und südwärts ihre Wanderungen vollzogen haben, ihre arktische Heimat kann am Beringsmeer, sie kann auch in Skandinavien und Labrador gelegen haben. Sie können an sich betrachtet ebenso gut den südlicher gelegenen Hochgebirgen entsprungen sein, und es ist für weitere Fragen der geographischen Erdentwicklung durchaus nicht gleichgültig, ob man nun die europäischen Alpen, oder den sibirischen Altai, oder die Rocky-Mountains als ihren Hochgebirgs-Ursprungsort anzusehen und ihre Wanderung hierhin oder dorthin gerichtet anzunehmen hat. Der genetische Ursprung kann also an der nördlichen, oder an der südlichen Grenze des jetzigen Areals einer solchen Pflanze sein, er kann in dessen Mitte oder sonst irgendwo sein; er kann auch in einem Lande gelegen haben, welches jetzt gar nicht mehr von dem Areal der Pflanze umschlossen wird, wie das für eine Reihe arkto-tertiärer Pflanzen, d. h. solcher Arten, welche zur Tertiärzeit im hohen Norden entstanden und mit südwärts gerichteter Wanderung durch die Eiszeit aus ihrer Heimat verdrängt sich neue Heimatländer suchen mussten, gewiss ist. — Die Fragen nach den Ursprungsorten fallen anders aus, wenn wir sie auf Arten richten, welche in ruhig weiter entwickelten Gebieten leben, z. B. auf alten oceanischen Inseln. Die heute endemischen Arten mit beschränktem Areal auf Gebirgsstöcken, wie z. B. die ca. 200 guten Arten, welche die europäischen Alpen charakterisiren, werden grösstentheils an Ort und Stelle, d. h. in der Alpenkette selbst sich herausgebildet haben; nothwendig ist dies nicht, denn sie können gleichfalls als Reste einer früheren weiteren Verbreitung sich dorthin zurückgezogen haben und fehlen nun an allen anderen früheren Standorten. Zur Gewissheit wird in vielen Fällen diese Möglichkeit, wenn wir die Ursprungsfrage auf die höheren Sippen, auf die Art-Rotten und Sectionen, auf die Gattungen selbst, ausdehnen. Dann zeigen sich in der verwandtschaftlichen Verknüpfung oft geographische Verbindungsfäden, welche dieses oder jenes »endemische« Glied als losgerissenes Stück eines grösseren Formenkreises erscheinen lassen, losgerissen und verschlagen vielleicht durch eine Wanderung um eine Erdperiode früher und seit der Zeit in Isolirung zu einer repräsentativen Art geworden. Das Zurückgehen in der Ursprungsfrage auf die höheren Sippen zumal deckt die alten Wanderungslinien in den verschwundenen Erdperioden auf und führt so an der Hand der Geologie, mit dieser und für sie gemeinsam arbeitend, auf einzelne bedeutungsvolle Phasen in der Entwicklungsgeschichte der Erde.

Es war von Grisebach in seiner *Vegetation der Erde*[1]), in einem die klimatischen Einflüsse auf das Pflanzenleben und beider Zusammenwirken auf die Bekleidung der Länder und Inseln mit einem Florengewande meisterhaft zusammenfassenden und schildernden Werke, zugleich auch der Versuch gemacht, die Ursprungsfragen für disjuncte Areale und auffällige Verbreitungsverhältnisse durch Zurückführen allein auf in der jüngsten Erdperiode wirksame Kräfte der Wanderung zu lösen und die Pflanzengeographie durch Beschränkung der Hypothesen auf dieses eine Gebiet von der geologischen Entwicklungsgeschichte der Landschaften zu trennen. Englfr hat dann in seinem *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode*[2]), die Pflanzengeographie in letzterer Hinsicht auf den richtigen Standpunkt zurückgeführt, indem er alle auf die Ausbildung des heutigen Florenbildes in Folge der Vorgänge in den früheren (besonders der letzten) Erdperioden bezüglichen Thatsachen und Theorien zu einer durchgearbeiteten Gesammtdarstellung brachte. In dieser sind die Ursprungsfragen für die Bürger der einzelnen Florenreiche und die alten Wanderungslinien im Anschluss an die jüngsten Umgestaltungen der Erdoberfläche abgeleitet.

Man muss nur unterscheiden in den Erklärungen, warum eine bestimmte Pflanze an einer bestimmten Localität auftritt, und mit welchen äusseren und inneren Mitteln sie daselbst ihre Fortdauer erzielt. Findet man z. B. *Linnaea borealis* auf dem Brocken, in den norddeutschen Bruchwäldern und in den Alpen, so sind es ganz getrennte Fragen, zu untersuchen, wie sie überhaupt dahin gekommen sei oder wie das Klima ihres Standortes sie vor den Mitbewerbern um den Platz schützt; die letztere Untersuchung ist eine sehr interessante, alle klimatischen Faktoren und die pflanzliche Periodicität vergleichend berücksichtigende; aber die Ursprungsfrage hat mit dem Klima der Gegenwart direct nichts zu thun, sondern hat in einer anderen Weise vorgehend die alten Wanderungslinien im Anschluss an klimatische Verhältnisse einer verschwundenen Zeit zu prüfen.

---

[1]) 1. Ausgabe Leipzig 1872, 2. Ausgabe Leipzig 1884.

[2]) In 2 Bänden Leipzig 1879—1882.

Um auf das herausgegriffene Beispiel kurz einzugehen, sei bemerkt, dass *Linnaea borealis* auch zu den alpinen Arten der Rocky-Mountains gehört, welche ENGLER (a. a. O., Bd. I, pag 150) kritisch zusammengestellt. »Während im östlichen Nord-Amerika nördlich von den Alleghanies die Gebirge in ihrer alpinen Region fast keine endemische Form besitzen und die arktisch-alpine Mischlingsflora dominirt, ist in der alpinen Region der Rocky-Mountains eine erhebliche Zahl von endemischen Formen vorhanden, die theilweise mit Arten der arktisch-alpinen Flora, theilweise mit Arten der unteren Regionen nahe verwandt sind. So entsteht auch hier die Frage, ob diese endemischen Formen später entstandene Arten sind, welche sich aus den nach den Rocky-Mountains gelangten arktisch-alpinen Arten entwickelt haben, oder aber, ob nicht die verwandten und jetzt weit verbreiteten arktisch-alpinen Arten ebenso wie ihre jetzt in den Rocky-Mountains endemischen Verwandten daselbst zusammen entstanden sind und an den übrigen Orten ihres ausgedehnten Verbreitungsbezirks nur secundär auftreten. Dies muss in jedem einzelnen Fall durch eingehende Untersuchung der Verwandtschaftsverhältnisse und der Verbreitung entschieden werden.«

Es ist wahrscheinlich, dass *Linnaea* in dem nordamerikanischen Gebiete ihren einstigen Ursprung genommen und von da sich weithin verbreitet hat.

Es genügt also zu einer rationellen Auffassung der Pflanzenareale nicht allein ihre jetzige statistisch festgestellte Grösse, auch nicht unter Hinzufügung der diesem Areal eigenthümlichen Ausdrucksweise des Klimas; sondern es ist immer die Frage offen zu halten und zum Zweck eines befriedigenden Verständnisses herzuholen, wie die heutige Vertheilung geworden sei; dieses Ziel kann nur durch Zurückgehen in die früheren Erdperioden wo möglich im Anschluss an die verschwundene fossile Pflanzenwelt erreicht werden, und die jüngsten Erdperioden sind in ihren Wirkungsweisen auf die jetzigen Verhältnisse naturgemäss von der grössten Bedeutung gewesen, sei es nun dass wir dabei an die geringfügigeren Klima-Oscillationen BLYTT's mit ihren bald diese, bald jene wandernden Pflanzen bevorzugenden Wirkungen denken, oder an die so viele nördliche Arten bis weit nach Süden vorschiebenden Eiszeiten, oder an die den Grundstock zu dem jetzigen Aufbau der Florenreiche liefernde jüngere Tertiärperiode. Bis in das ältere Tertiär und stellenweise bis in die Kreide zurückzugehen ist für viele kaum in den Anfängen begonnene Fragen nöthig; denn die orographischen Verhältnisse und Total-Configurationen der Länder gegenüber den Oceanen sind zusammen mit dem jedesmaligen Klima in allen Perioden maassgebend für die Wanderungswege und Ausbreitungsmöglichkeiten der einzelnen Arten — mithin der durch sie vertretenen Gattungen und Ordnungen — gewesen.

Um an einem Beispiele zu zeigen, wie weit eine jetzt auf ein eng begrenztes Areal beschränkte Gattung sich zurückgezogen haben kann und wie wenig Veranlassung zwingender Art vorliegt, eine solche stets als in dem jetzt eng begrenzten Areal entstanden zu betrachten, mag eine Untersuchung an den alten *Sequoia*-Arten von HEER[1]) hier erwähnt werden. Dieselbe wird jetzt nur noch in zwei lebenden Arten angetroffen, welche zu den charakteristischen »endemischen« Formen Kaliforniens gehören, *Sequoia gigantea* (der Mammuthsbaum) und *S. sempervirens*; beide bilden also jetzt eine in zwei Sectionen (*Wellingtonia* und *Eu-Sequoia*) zerfallende, auf Kaliforniens Berge beschränkte Gattung. Allein die Gattung ist alt; im fossilen Zustande sind 24 Arten von ihr gefunden, von denen die Mehrzahl (14) tertiär war und deren Arten von den arktischen Gegenden (Island) bis zur Schweiz und Italien, bis Central-Asien und Japan neben der jetzigen Gattungsheimat Nord-Amerika verbreitet waren; Kalifornien ist also nur ein kleines Erhaltungsgebiet eines einst sehr grossen Areales für eine grössere Gattung; die

---

[1]) Gartenflora 1879, pag. 6—10.

Species *gigantea* und *sempervirens* als solche mögen ihren Ursprung immerhin im westlichen Nord-Amerika gehabt haben. — Aehnlich, aber nicht ganz so, ist es mit jenem Stamme ergangen, von dem jetzt nur noch als einziger lebender Repräsentant die interessante chinesische Conifere *Salisburya adiantifolia* (»Gingko«) übrig ist;[1]) diese Sippe ist im sibirischen Jura zuerst fossil aufgefunden und es sind aus jener Periode 26 Gattungs- oder Sectionsgenossen bekannt geworden; seitdem ist sie — immer nur nach den fossilen Resten zu urtheilen — seltener geworden, bis im Tertiär noch 4 Salisburyen im nördlichen Waldgebiet und dem hohen Norden vorkamen, alle abweichend vom Artcharakter der jetzigen einzigen, in China »endemischen« Art. —

Unter Hervorhebung der wichtigsten allgemeinen Sätze, welche sich aus den vielen in dieser Beziehung gemachten Studien an den Arealen jetzt lebender und fossiler Pflanzen, sowie aus der Vergleichung der Sippenareale überhaupt mit Berücksichtigung ihrer verwandtschaftlichen Beziehungen zu anderen Sippen ergeben haben, können daher folgende Anschauungen als massgebend für die Ursprungsfragen hingestellt werden: Weil viele Gattungen, von denen jetzt nur eine oder wenige Arten auf eng umgrenztem Gebiet lebend gefunden werden, in den früheren Erdperioden nachweislich viel artenreicher gewesen und in einem ganz anderen, oft viel grösseren Areal ausgebreitet gewesen sind, so hat man die Heimat einer solchen Gattung, überhaupt einer bestimmten Sippe, nicht immer da zu suchen, wo dieselbe jetzt allein oder in reichster Entwicklung gefunden wird; die augenblickliche Heimat solcher Pflanzen kann zwar ihr Entstehungsgebiet sein, wird aber vielfältig nur ihr Erhaltungsgebiet sein, wenngleich sich die Sippen vom Artrange in der Mehrzahl der Fälle, wo sie in einem gut abgeschlossenen, natürlich-geographischen Ländergebiete allein vorkommen, als solche wohl in der Regel dort gebildet haben werden. Artenarme Gattungen können daher ebensogut (und thatsächlich wahrscheinlich häufiger) Reste von früher viel reicher entwickelten Sippen sein, als sie in einem Florenreich zuerst neu auftretende wahrhaft endemische Bildungen sein können; ist das erstere der Fall, sind sie Resterscheinungen, so zeigen sie an, dass in dem Gebiete, dem sie jetzt noch angehören, die früheren Existensbedingungen für die betreffenden Sippen längere Zeit fortgedauert haben, und in diesem Gesichtspunkte sind sie in einer anderen Weise für die Charakterisirung ihrer jetzigen Heimat-Florenreiche werthvoll.

Diese Ursprungsfragen erfordern gewöhnlich eine abweichende Behandlung je nach den Florenreichen, in deren Rahmen sie sich abspielen; was in den Tropen von einzelnen Ordnungen hinsichtlich ihrer Verbreitungsgeschichte gilt, gilt in den borealen Ländern nur von einzelnen Gattungen. Denn nur in den Tropen und in den Subtropen (sowohl den nördlichen als den südlichen Subtropen bis etwa zum 35. Breitengrad), welche im Lauf der späteren geologischen Epochen nur wenigen Veränderungen unterworfen waren, finden wir gewisse Ordnungen, oder von wiederum anderen Ordnungen einzelne Tribus, auf einige abgeschlossene geographische Gebiete völlig beschränkt, die entweder hier allein erhalten blieben oder aus einem jetzt nicht mehr deutlich erkennbaren Zusammenhange heraus sich hier in räumlicher Abgeschiedenheit frei entwickelt haben. In den jünger consolidirten, seit Beginn der Tertiärperiode noch mehrfach veränderten Gebieten finden wir etwas Aehnliches in der Formverbreitung einer einzelnen Ordnung nicht, sondern nur bei einzelnen sich damals reich entwickelnden Gattungen im Rahmen eines weiten Ordnungsareales.

---

[1]) Vergl. O. HEER in ENGLER's botan. Jahrb. Bd. I. pag. 1.

Aus dem allen ergiebt sich endlich von selbst, dass gerade so wenig wie feste Abschlüsse zwischen den einzelnen Sippen beispielsweise vom Ordnungsrange existiren müssen, auch keine festen Grenzen zwischen den einzelnen Florenreichen gezogen sind; wie die natürliche Verwandtschaft die Ordnungen verbindet und ihre Grenzen, wenn nicht unberechenbare Zwischenfälle tiefe Trennungen durch Aussterben der Zwischenformen herbeigeführt haben, unsicher macht, so greifen die Wanderungen der Pflanzen aus sehr verschiedenen Heimaten in einander ein und bringen, wo nicht die grösste räumliche Abgeschiedenheit obwaltete, die Produkte entlegener Bildungsstätten mit einander in Vermischung. Wie man die einzelnen Ordnungen nicht als isolirte Bildungen, sondern im Kreise ihrer natürlichen Verwandtschaft betrachten muss, so hat man die Floren aller Länder als mehr oder minder stark gemischte Zusammensetzungen aus räumlich und zeitlich verschieden entstandenen Sippen anzusehen.

Dieser Grundsatz lässt die Floren vom pflanzengeographischen Standpunkte aus anders betrachten als früher, wo man in ihnen den Ausdruck eines bestimmten einheitlichen Charakters finden wollte, beeinflusst in alleiniger Instanz durch die äusseren Verhältnisse: Boden und Klima. Wenn es nöthig ist, noch irgend eine Veranschaulichung für das hinzuzufügen, was diese beiden ursächlichen Lebensbedingungen des Pflanzenreichs in dieser Hinsicht für eine Rolle spielen, so könnte man sie vergleichen mit den klimatischen Wirkungen eines einzelnen Frühjahrs auf die Blüthenfülle: man sieht dieselbe unter der Gunst oder Ungunst der Witterung sich früher oder später, reicher oder ärmer entwickeln; eine kurze, schöne Periode kann in Bäumen, Sträuchern und Stauden ein Blüthenmeer hervorrufen, eine Frostnacht kann alle Hoffnungen des Menschen auf den Erfolg der April- und Maiblüthen vernichten. Dies ruft bei Unerfahrenen den Eindruck hervor, als ob der Frühling jedes Jahres alle die Blüthen erzeugte, die man sich unter seiner Herrschaft entwickeln sieht; der Erfahrene weiss, dass alle blühenden Blumen jenes Augenblicks die Produkte der sommerlichen oder herbstlichen Thätigkeit während des Vorjahres sind, und dass der Frühling selbst nicht neu schaffen, sondern nur zur Entfaltung bringen oder zerstören kann. So ist die Wirkungsweise des Bodens und Klimas auf die Zusammensetzung der augenblicklichen Flora eines Landes aufzufassen: sie können in ihrer Zusammenwirkung nur zur reichen Entfaltung bringen, einschränken oder vernichten das, was an geschichtlich aus der Vorvergangenheit jenes Landes bedingten Pflanzenarten hier überhaupt möglich ist; und möglich sind alle diejenigen Gewächse, welche bis zu dieser Zeit seit kurzem oder langem hier gelebt haben sowie diejenigen, deren Verbreitungsfähigkeit bis hierher reicht. —

Zum ersten Male ist dieser Grundsatz, die Flora eines Landes im Zusammenhange mit seiner geologischen Entwicklung aufzufassen, im grossartigen und einen Umschwung in der Geschichte der Floristik anzeigenden Massstabe für die englische Flora von FORBES[1]) durchgeführt, in einer zugleich die Methode und Behandlungsweise der Frage in Ländern des nördlichen Florenreiches allgemein gut veranschaulichenden Weise, weshalb hier beispielsweise darauf eingegangen wird.

---

[1]) Report of the meeting of the Brit. assoc., Cambridge 1845 (Annals nat. hist. Bd. XVI. pag. 126; und weiter: On the connexion between the distribution of the existing Fauna und Flora of the British isles, with the geological changes which have affected their area especially during the northern drift; London 1846. Mit 2 Karten. (Memoirs of the Geological Survey 1846. —)

Vergleicht man die Verbreitungsmittelpunkte in den Arealen der in Grossbritannien einheimischen Pflanzenarten, so findet man — empirisch ausgedrückt — dass deren Hauptmasse in Deutschland, speciell im nordwestlichen Deutschland liegt. Aber ausser dieser Hauptmenge von beiden geographischen Landschaften gemeinsamen Pflanzen giebt es einige kleinere Kategorien von Arten in Grossbritannien, deren Areal auf ganz andere Länder hinweist und welche Deutschland selbst theilweise ganz fehlen. Die bemerkenswertheste Kategorie von ca. 12 Arten lebt in den Gebirgslandschaften des westlichen oder südwestlichen Irlands, nämlich 6 Arten von *Saxifraga*, 2 Arten von *Erica*, *Daboecia polifolia* (Ericacee) und *Arbutus Unedo* (Ericacee); diese finden sich ausserdem im südwestlichen Frankreich zunächst wieder, in Spanien und Portugal zumal an dem nordwestlichen Küstengebirge, auch auf den Azoren und auf Madeira. Eine andere Kategorie von Arten ist dem südlichen Irland und England mit Frankreich gemeinsam, und zwar weisen von diesen die in Süd-Irland, Devonshire, Cornwallis und auf den Kanal-Inseln lebenden Arten in ihrem Areal auf das westliche, die in den südöstlichen Kreidedistrikten Englands lebenden Arten auf das nordöstliche Frankreich hin. Eine dritte, ganz andere Kategorie findet sich in den Hochlanden von Wales, Nord-England und Nord-Schottland und weist durch ihr Gesammtareal auf den hohen Norden hin, theils in Skandinavien als nächstliegendem Lande und dort auf den norwegischen Fjelden, theils in Labrador, Grönland u. s. w. Von diesen Arten können viele auch in Deutschland verbreitet sein, dann aber ebenfalls nur in den Hochgebirgen und speciell in den Alpen oder auch Sudeten und Karpathen; unter ihnen ragt *Dryas octopetala* hervor, *Thalictrum alpinum* (auf den meisten der Hochberge in Wales und Schottland), mehrere *Carex*-Arten, mehrere *Saxifraga*-Arten von ganz anderem Charakter in ihrer Heimath als die 6 oben angedeuteten, nämlich *S. oppositifolia, caespitosa stellaris, nivalis, aizoides, Hirculus* und *rivularis* etc. — Während man nun immer stillschweigend angenommen hatte, dass die Naturkräfte der Gegenwart, das Meer, die Flüsse, Winde mit ihrer samenverbreitenden Gewalt, oder samenverschleppende Thiere im Stande gewesen seien, *in der jüngsten Erdperiode ganz allein* diese Mischlingsarten aus ihrem grösseren Areal heraus an die zerstreuten Plätze in Grossbritannien zu bringen, so erklärte Forbes dieselben für unzureichende Mittel einer so grossen Anzahl ständiger Bürger gegenüber, welche — wie wir jetzt hinzufügen können — durch die Genossenschaft von Arten, in der sie sich als ein der Invasion mitteleuropäischer Pflanzen kräftig widerstehender Relict zeigen, das Unzulängliche einer hier und da samenausstreuenden Zufälligkeit zeigen. A. Blytt[1]), dem das grosse Verdienst zukommt, die Grundideen von Forbes nicht nur auf die norwegische Flora in einem viel entwickelteren Sinne übertragen, sondern auch derartig erweitert zu haben, dass nun seine Anschauung von der Wirkungsweise oscillirender Klimaschwankungen (siehe oben pag. 202) von Norwegen auf andere Länder je nach deren geographischer Natur übertragen werden kann, berührt ausführlich die Wanderungsfrage solcher, an einzelnen zerstreuten Punkten in ganz anderen Genossenschaften auftretender Arten, speciell der auf den hohen Norden als ihre Heimat hinweisenden.

---

[1]) Die Theorie der wechselnden kontinentalen und insularen Klimate, in Engler's botan. Jahrbüchern, Bd. II, pag. 1—50; Essay on the immigration etc.

»Bei einer Menge der selteneren Arten sind die Sprünge in der Verbreitung geradezu Staunen erweckend, denn oft liegen mehrere Breitengrade zwischen den Fundorten derselben Art, ja einzelne arktische Pflanzen sind so selten, dass sie in der ganzen Alten Welt nur an einem einzigen Fundorte getroffen worden sind. Wenn man diese grossen Sprünge in der Ausbreitung der Arten und Artgruppen erklären will, sieht man sich vor die Frage nach der Pflanzenwanderung gestellt. Wandern die Arten in der Regel Schritt für Schritt, oder pflegen sie auf einmal grosse Strecken zu überspringen? Einzelne Arten können unzweifelhaft ein einzelnes Mal durch Meeresströme, Winde oder Vögel nach fernen Gegenden verführt werden; aber das solchergestalt übersiedelte Samenkorn hat nur sehr geringe Aussicht keimen zu können, da es den Boden schon durch einheimische Pflanzen besetzt findet, welche in Massen von Individuen vorkommen. Die tägliche Erfahrung zeigt ausserdem zur Genüge, dass die schrittweise Wanderung die Regel ist. Wenn wir daher das zerstreute Auftreten nicht einzelner Arten, sondern ganzer Gruppen von Arten (»Genossenschaften«) an weit von einander entfernt liegenden Orten uns verständlich machen wollen, so hat keine Erklärungsweise grössere Wahrscheinlichkeit für sich als die, dass jene Artgruppen einmal unter begünstigenden klimatischen Verhältnissen über Gegenden ausgebreitet waren, aus welchen sie später verdrängt worden sind, und dass ihre nunmehrige Seltenheit und die Sprünge in ihrer Verbreitung die Folge eines theilweisen Aussterbens sind, welches durch Veränderungen des Klimas veranlasst wurde. Die gegenwärtige Verbreitung der Pflanzen ist somit nicht allein durch das Klima der Gegenwart bedingt, sondern in wesentlicher Beziehung auch eine Folge der wechselnden Ereignisse verschwundener Zeiten.« —

Nach diesen in der jüngeren Forschung so vielseitig entwickelten und gereiften Erfahrungen hat nun damals FORBES schon mit in der Hauptsache richtigen Grundsätzen das Urtheil gefällt, dass die gegenwärtige grossbritannische Flora aus verschiedenen Besiedelungs- und Einwanderungszeiten herstamme. Die Kategorie von irisch-spanisch-oceanischen Saxifragen und Ericaceen wird als aus den ältesten Zeiten der gegenwärtigen Flora bestanden gebliebener Rest hingestellt, wo sich die mediterrane Flora weit mehr nach Norden ausdehnte als jetzt, und wo in vermutheter Landverbindung Irland mit Spanien zusammenhing. Als darauf in der zweiten und dritten Periode der Kanal La Manche zuerst westwärts, dann auch im Osten durch Landverbindungen geschlossen gewesen sei, seien die west- und die ostfranzösischen Pflanzen in England eingezogen. Die arktisch-alpine Flora der Hochlande führt FORBES, wie jetzt allgemein geschieht, auf die Eiszeit und die in ihr erfolgte Vernichtung der meisten wärmer-temperirten Pflanzen mit nachfolgendem Einziehen der hochnordischen Arten zurück. Nach deren Beendigung sollen dann die jetzt in der englischen Flora tonangebenden Arten auf der Landverbindung zwischen der norddeutschen Küste und Südost-England eingerückt sein und die Glacialpflanzen unter dem sie begünstigenden milder gewordenen Klima auf ihre jetzigen beschränkten Stellen zurückgedrängt haben; erst hinterher sei die Nordsee in ihrer jetzigen Gestalt und Grösse dazwischengetreten und habe England isolirt.

Um nur in einem Punkte noch näher auf dieses Beispiel einzugehen, sei auf die interessante Flora der Faröer-Inseln hingewiesen, welche trotz des milden Klimas doch unverhältnissmässig viel arktische Pflanzen schon vom Fusse der Berge und Klippen an zwischen der gewöhnlichen mitteleuropäischen Flora bebesitzen.

Hier ist *Rhodiola rosea* neben *Polypodium vulgare* gemein, *Luzula maxima* uud *spicata; Thalictrum alpinum* schon in geringer Meereshöhe, aber vorherrschend von 400 Meter Höhe an, gemischt mit *Dryas otopetala, Salix herbacea, Azalea procumbens, Veronica alpina;* und bei 600 Meter beginnend *Papaver nudicaule, Arabis petraea, Sibbaldia procumbens, Silene acaulis* und viele Saxifragen.

Das Ueberwiegen dieser hocharktischen Pflanzen lässt sich auf die sehr schwach gebliebene Invasion der gewöhnlichen mitteleuropäischen Vegetation zurückführen, welche wahrscheinlich diese Inselgruppe nicht auf neu entstandener Landbrücke erreicht hat; dagegen ist es wahrscheinlich und von mir an anderem Orte ausführlicher auseinandergesetzt[1]), dass gerade über die Faröer hinweg von Island und Grönland aus die arktische Besiedelung Schottlands und Englands in der Eiszeitperiode erfolgt sei. —

Soll für Deutschland, in dessen Pflanzenverbreitungsgeschichte viele Züge aus den Anführungen von FORBES sich wiederholen lassen, noch ein anderes Beispiel für Ursprungsfragen und Wanderungslinien angeführt werden, — immer nur um die Methode zu beleuchten — so mag auf eine geistvolle Untersuchung von LOEW[2]) hingewiesen werden, in welcher er den Einzug östlicher Stromthal- und Steppenpflanzen im Anschluss an die Geologie des Landes betrachtet. Eine grosse Zahl solcher Pflanzen des Ostens, welche im südöstlichen Russland gemein zu sein und im westlichen Deutschland zu fehlen pflegen, treten in einer mehr oder weniger geschlossenen Genossenschaft im Gebiet der östlichen Ströme Deutschlands auf. Ihre Standorte sind nicht regellos zerstreut, sondern lassen eine gemeinsame Anordnung erkennen: für die Mark Brandenburg beginnen sie beispielsweise von Osten her im Netze- und Warthethal und greifen von hier aus auf den unteren Oderlauf über. An den Thalrändern des Oderbruchs drängen sie sich am dichtesten zusammen und strahlen von da in verschiedenen Richtungen weiter aus. Für diese Bürger der Flora wird die Einwanderung zurückgeführt auf jene ältere, doch nicht vor die Eiszeit zurückreichende Periode deutscher Orographie, in der das Bett der Weichsel mit dem der mittleren Oder und Elbe vereinigt war und sich als ein Strom von ganz anderer Richtung und Zuflussaufnahme bei Hamburg in das Meer ergoss: zu jener Zeit konnten die damaligen häufigsten Stromthalpflanzen, welche in einer anderen klimatischen Oscillation andere waren als heute und eben den pannonischen Charakter besassen, sich diesem Flusslaufe entlang an einer jetzt nicht mehr vorhandenen Wanderungslinie ausbreiten. Die heute in dem Oderbett wachsenden charakteristischen Flussuferpflanzen sind andere und müssen, ihrer Verbreitung nach zu urtheilen, erst später eingewandert oder wenigstens als dominirende Genossenschaft verbreitet sein, nämlich zu einer Zeit, in welcher der heutige Oderlauf schon existirte und seine alten Verbindungen abgebrochen hatte. Zwischen der jetzigen Hauptflora sorgen Klima und Bodenverhältnisse für die Erhaltung jener älteren Genossenschaft, welche an den alten Standplätzen hartnäckig für ihr Dasein kämpft und den Platz behauptet.

§ 2. Die gegenwärtigen Florenreiche und Florengebiete.

Nach den im ersten Paragraph gemachten Auseinandersetzungen sind die zu verschiedenen Entwicklungsgebieten gehörigen Glieder, die verschiedenen »Florenelemente«, trotz der engen Beschränktheit so vieler Areale von Arten und Gattungen in stetem Fluss und Vermischungsbestreben. Richtig abgeschlossene Gebiete sind nicht denkbar; wo auch jetzt im Ocean einsame Eilande liegen, können früher Landverbindungen bestanden haben, auf denen wandernde Pflanzen sich den Boden streitig machten, und die nun das Gemisch jener Eilandsflora bilden; stets können Einzelwanderungen, durch Vögel und Winde ermöglicht, eine scheinbar augenblicklich abgeschlossene Flora stören und mit einem fremden Elemente versehen.

---

[1]) Ausland, 1883, No. 17, pag. 325—329.

[2]) Ueber Perioden und Wege ehemaliger Pflanzenwanderungen im norddeutschen Tieflande; in Linnaea Bd. XLII pag. 511—660.

Trotzdem wäre es der grösste Fehler, wollte man aus diesen Gründen die Flora der gesammten Festländer und Inseln als eine verschwommene Masse wirr durch einander gewebter Areale von Einzelarten betrachten: es giebt trotzdem in der Vegetation der Erde eine im allgemeinen feste Anordnung, ziemlich abgeschlossene Entwicklungsgebiete und greifbare Charakterzüge der Flora in ihnen. Der Mitteleuropäer wird, nach dem Amazonenstromthal versetzt, in der dortigen ursprünglichen Natur und fern von etwaigem Felderanbau sofort fühlen, dass er in einer ihm völlig fremden Pflanzenwelt sich befindet, er wird fast nie eine Art, nicht einmal eine Gattung seiner Heimat wiederfinden, ja er wird in den Ordnungsgenossen nur mit systematischer Uebung die Verwandten wiedererkennen. Geht er mit der Kenntniss Nord-Brasiliens über die Andenkette hinweg zum südlichen Chile, so wird die Mühe des Kennenlernens einer wiederum völlig fremden Vegetation wieder beginnen, wenngleich sie ihm durch die vorher erworbenen Kenntnisse erleichtert wird; von da zum Capland gehend wird er äusserliche Aehnlichkeiten in grosser Zahl, aber keine innere Uebereinstimmung in der Vegetation bemerken, und viele nie von ihm bisher gesehenen Ordnungen der Ordnungsgruppen treten neu auf. Es giebt also gewisse Kernpunkte unabhängiger Florenentwicklung, um welche herum engere oder weitere, mit den Verbreitungslinien der Hauptmasse von Arten übereinstimmende Grenzen zu ziehen sind, um die Gesammtflora der Erde nach ihrem geographischen Charakter zu gliedern. Die Hauptglieder, welche sich bei dieser Eintheilung ergeben, wollen wir »Florenreiche« nennen[1], deren Unterabtheilungen »Florengebiete«, und ihr Charakter soll, es mag die physikalische Landesnatur sein welche sie wolle und sie mag die biologische Ausdrucksweise der Vegetation in dieser oder jener Richtung beeinflussen, in den Sippen des natürlichen Pflanzensystems liegen.

Es ist wichtig, auf die Consequenzen hinzuweisen, welche in dieser Art und Weise der Charakterisirung enthalten sind. Die Biologie der Pflanzen folgt in erster Linie dem Klima, und die Arten aller möglichen Ordnungen können durch gleiches Klima zu einer analogen Biologie gezwungen werden, ohne dadurch jedoch ihre verschiedene Stammesangehörigkeit einzubüssen. Etwa 50 verschiedene Ordnungen lassen einzelne Repräsentanten in die hocharktische Flora eintreten; noch viel mehr — sie sind noch nicht registrirt — schicken andere Arten in die Wüstenflora der verschiedenen Länder. Es giebt arktische *Oxytropis*- und *Astragalus*-Arten, andere Arten derselben Gattung in den boreal-subtropischen Wüsten. Acacien und Mimosen können in die Wüsten eintreten, wenn diese Gattungen für sie ein Besiedelungsanrecht besassen durch ihr Vorkommen in benachbarten regenreichen Tropen; ebenso Umbellaten, Cruciferen, wenn diese ihr Bürgerrecht durch Anstossen derselben Wüste an ein boreales Gebiet erhalten. — So ist z. B. die Sahara, welche im Norden an das mediterran-orientalische Florenreich und im Süden an das tropisch-afrikanische Florenreich anstösst, von diesen beiden Nachbarreichen älterer

---

[1] Vergleiche dazu die längeren Ausführungen in meiner früheren Abhandlung: »Die Florenreiche der Erde« (Ergänzungsheft Nr. 74 zu PETERMANN's Geograph. Mittheilungen 1884), pag. 3 u. folg.

Constitution, als sie selbst ist, besiedelt und theilt demnach ihren Charakter systematisch in den nördlichen und südlichen Antheil, welche ja möglicherweise nicht gleichzeitig und unter wechselnden äusseren Bedingungen eingewandert sein mögen. Trotz der Vermischung der Areale der beiderseitig zugehörigen Arten läuft also eine, in der Praxis nur mit Mühe durchführbare Florenreichsgrenze durch die Sahara hindurch, welche das Aufeinandertreffen zweier verschiedener Elemente hier bedeuten soll. Damit ist nicht gesagt, dass nicht die Sahara geographisch, klimatisch und also auch pflanzenbiologisch ein ziemlich einheitliches Ländergebiet sei, in welches man aus anderen, mehr physikalisch-geographischen Gründen gar keine Grenze hineinzulegen Neigung verspürt. Es darf nicht vergessen werden, dass die Florenreichsgrenzen die jetztweltlichen ursprünglichen Entwicklungsgebiete mit ihren hinzugekommenen oder erworbenen Ausbreitungsräumen von einander scheiden sollen.

Schon oben wurde kurz bemerkt (unter Hinweis auf den sich mit diesem Gegenstande eingehend beschäftigenden Abschnitt II des geographischen Theiles), dass die Ordnungen grösstentheils weitere Areale besitzen und sich als solche nur in geringfügigem Maasse zur Charakterisirung der einzelnen Florenreiche eignen; für die Ordnung ist die Gelegenheit zur Ausbreitung unter verschiedenen klimatischen Bedingungen gewöhnlich nicht nur möglich, sondern sie erhöht sogar ihren morphologischen Gesammtumfang. Von der grossen Zahl aller phanerogamen Ordnungen sind verhältnissmässig wenige auf ein einzelnes Florenreich beschränkt, die meisten in mehreren oder vielen gleichzeitig verbreitet, aber doch so, dass die grössere Hälfte aller Ordnungen entweder in den tropischen, oder in den australen, oder in den borealen Florenreichen allein oder im überwiegenden Maasse aller ihrer Formen vorkommt[1], während nur die kleinere Hälfte der Ordnungen ein über weite, die Tropen mit dem Süden und Norden verbindende Ländergruppen ausgedehntes Areal besitzt. Es ist demnach möglich, die Florenreiche in drei grosse Gruppen: die tropische, australe, und boreale zu zertheilen, welche sich unter einander durch die Verbreitung vieler, den anderen Gruppen fehlender Charakterordnungen unterscheiden (s. Abschnitt II). — Die tropische Ländergruppe umfasst dabei Afrika zwischen 20° nördl. Br. und 20° südl. Br., Indien bis über 25° nördl. Br., den malayischen Archipel und die äusserste Nordküste Australiens an der Ostküste bis zum südlichen Wendekreise hinab, die Küstengebiete der Antillen und Central-Amerika's, sowie Süd-Amerika bis über den südlichen Wendekreis an der Ostküste hinaus, dagegen nur bis zum 5° südl. Br. an der Westküste und mit Ausschluss der inneren Anden-Hochplateaus. Die australe Ländergruppe umfasst das äusserste Süd-Afrika (die eigentliche Kapkolonie und die nächst angrenzenden Distrikte), Australien von dem südlichen Wendekreise im Centrum, an der Ost- dem 30° s. Br. und dem 20° s. Br. an der Westküste, endlich Süd-Amerika vom 20° s. Br. an der West- und dem 35° s. Br. an der Ostküste in schräg abgeschnittenen Linien. Die boreale Ländergruppe endlich umfasst das nördlichste Afrika bis etwa zum 30° n. Br. als Südgrenze, ganz Europa, Nord-Arabien, Persien, die Hochländer Asiens vom Karakorum bis zum äussersten östlichen Himalaya am Nordhange und alle nördlich davon liegenden asiatischen Länder, das nördliche China und centrale Korea, Nord-Amerika bis zum wärmeren Küstenstrich Kaliforniens im Süden, bis zu den centralen Plateaus gegen Mexiko hin und bis zu den um die Alleghanies liegenden Südstaaten, alle arktischen Inseln mit eingeschlossen. Die in dieser Aufzählung nicht mit enthaltenen Länder, meistens in der Nähe der Wendekreise gelegen von mittleren Breiten, gelten zunächst als Uebergangsländer gemischten Charakters, und in ihnen begegnen sich auf Hochgebirgen und in Wüsten vielfach die tropischen, australen und borealen Ordnungen mit ineinandergreifenden Arealen.

---

[1] Siehe die »Florenreiche« pag. 23—32.

Dies gilt für die drei Hauptländergruppen, welche selbst in eine grössere Zahl von viel natürlicher abgegrenzten Florenreichen zerfallen. Die Florenreiche nun haben ihren systematisch-pflanzengeographischen Charakter im überwiegenden Besitz endemischer Gattungen. Es können einzelne Ordnungen auf sie beschränkt sein, aber nur wenige; häufig sind aber die Unterordnungen und Tribus anderer kosmopolitischer Ordnungen auf sie beschränkt. Aber die überwiegende Menge der Gattungen, wenn ihr systematischer Begriff eng (»monophyletisch« s. oben pag. 218, 219) gefasst wird, oder von Gattungssectionen bei den grösseren Gattungssippen, soll auf ein natürliches Florenreich beschränkt sein, oder wenigstens von den auch in anderen Florenreichen vorkommenden Gattungen besondere ausgezeichnete repräsentative Arten. Bei den Florengebieten sinken die systematischen Charaktere alle um eine Stufe; sie theilen mit den Nachbargebieten desselben Florenreichs die Ordnungen, die meisten Gattungen, viele Arten; aber neben besonderen, endemischen Gattungen in dem Falle, dass ihr Florenreich einer vielfach zersplitterten Absonderung in der Entwicklung günstig war, haben sie immer ihre besonderen Arten in reichem oder minder reichem Maasse für sich.

Die ganze Florenreichs- und Florengebiets-Eintheilung verfehlt übrigens ihren Zweck und ihre wissenschaftliche Bedeutung, wenn man sich bei ihr mit der Idee starrer, hier oder dort festgesetzter Grenzen herumträgt. Man erinnere sich an das von Forbes aus der Entwicklungsgeschichte der grossbritannischen Flora gebrachte Beispiel; wenn darnach auch Grossbritannien in erster Linie mit Mittel- und Norddeutschland zu demselben Florengebiet gehört, so sind doch die iberischen Pflanzen Ausläufer desjenigen Florengebiets, zu dem die westlichen Mittelmeerländer gehören, die arktischen Pflanzen erweitern dagegen auch in Schottland selbst inmitten der mitteleuropäischen Flora die Ausdehnung des arktischen Florengebiets. Dieses Ineinandergreifen der einzelnen Gebiete oder Reiche durch die ihnen zukommenden eigenthümlichen Florenelemente muss als unmittelbarer Ausfluss der Ausbreitungsfähigkeit und Acclimatisation neuer Pflanzenarten einerseits, und als Ausfluss der Zähigkeit im Festhalten eingenommener Standorte an einzelnen geschützten Stellen von zurückgedrängten Pflanzenarten andererseits stets mit in Rechnung gebracht werden. Als es mir daher oblag, für die Florenreiche und Gebiete Areal- und Grenzuntersuchungen vorzunehmen, hielt ich es wenigstens bei den Florenreichen für nöthig, die grossartigen Ausbreitungen und Ineinandergriffe gegenseitiger Art kartographisch so darzustellen, dass anstatt eines gemeinsamen Erdbildes drei sich einander zu einem einzigen Bilde ergänzende Darstellungen gegeben wurden.[1]

Unter Berücksichtigung aller dieser weit in die fremden Florenreiche zerstreuten Bestandttheile eines einzelnen Florenreichs, und unter Zurechnung dieser verstreuten Sippen zu dessen eigenen Charakteren treten überhaupt erst die systematischen Eigenheiten scharf heraus, und alsdann kann man in kürzester Weise die Definition abgeben: ein Florenreich fasst diejenigen geographischen Landschaften zusammen, auf welche eine grosse Menge morphologisch ausgezeichneter Pflanzensippen von mindestens Gattungsrange als auf ihr gemeinsames Ursprungsgebiet hinweisen; diese Sippen sind vielfältig mit einander durch höhere Verwandtschaftsgrade verbunden und stellen Gattungsgruppen, Tribus oder Unterordnungen (nur ausnahmsweise eng umgrenzte Ordnungen) dar, und sie gehören alle in den Formenkreis einer bestimmten Auswahl von Ordnungen, nach welcher der allgemeine Florenreichscharakter entweder tropisch, oder austral, oder boreal erscheint.

---

[1] »Florenreiche«, Karte I—III.

Eine genaue und ganz gleiche Abwägung aller Verhältnisse für alle Länder ist schwierig und leidet an inneren Unmöglichkeiten; denn die Schicksale in der Fortentwicklung der Flora auch nur seit der Tertiärperiode sind für die tropischen, australen und borealen Länder so verschiedenartige gewesen, dass die Verbreitung der heutigen Flora in den einen in der ruhigsten, in den anderen in der abgeschlossensten, in den letzten endlich in der stürmischsten Weise vor sich gegangen ist; den Stempel dieser Entwicklung tragen alle darauf bezüglichen Erscheinungen aufgedrückt und machen dadurch einen gemeinsamen Maasstab der Beurtheilung unmöglich, wenn er sonst vielleicht realisirbar wäre. Bei einer möglichst gleichmässigen Prüfung stellen sich folgende Florenreiche als natürlich heraus:

a) tropische: 1. Tropisches Afrika; 2. Ostafrikanische Inseln; 3. Indisches Florenreich; 4. Tropisches Amerika.
b) australe: 5. Südafrikanisches Florenreich; 6. Australasisches Florenreich; 7. Andines Florenreich. — 8. [Neu-Seeland;] 9. Antarktisches Florenreich.
c) boreale: 10. Mittelmeerländer und Orient; 11. Inner-Asien; 12. Ost-Asien; 13. Mittleres Nord-Amerika; 14. Nordisches Florenreich.

Neu-Seeland ist in Klammern hinzugefügt, da es mehr den Charakter eines durch den Reichthum endemischer Arten ausgezeichneten Mischlings-Florenreichs besitzt, das tropisch-indische Florenreich mit den australen Eigenschaften verschmelzend.

Erwägungen dieser Art, Eintheilungen und Charakterisirungen der Länder nach der autochthonen Pflanzenwelt, schliessen sich in ihrer Arbeitsmethode unmittelbar an die Arbeit des vergleichenden Systematikers an. Sie haben zunächst wenig mit den Schilderungen der Vegetation in eben diesen Ländern zu thun, welche vielmehr von der biologischen Seite zu erfassen sind und nur in Beziehung auf das Klima rationell erscheinen können; diese Darstellungen bilden eine ganz andere Seite der Pflanzengeographie. Die hier vorliegende Aufgabe ist der hauptsächlichste botanisch-systematische Antheil an derselben; sie wird in den Herbarien und botanischen Bibliotheken in ihren Grundzügen entworfen und in den Bearbeitungen einzelner kleinerer Floren ausgeführt.

a) Die tropischen Florenreiche.

In dem grossen, zwischen den beiden Wendekreisen gelegenen Ländergürtel ist die alte Flora der Erde in der verhältnissmässig ruhigsten Fortentwicklung geblieben, und es haben sich allem Anschein nach die Umformungen, die Herausbildung der in kleineren Gebieten endemischen Arten und Gattungen, im sanftesten Uebergange seit der Tertiärperiode vollzogen. Während im Norden gänzlich neue Entwicklungen vor der Eiszeitperiode beginnen und dann um sich greifen mussten, während die australen Länder ihre abgeschlossenen Formenkreise ausbildeten, konnte in den feuchtheissen Tropen eine Pflanzenwelt mit den alten Ansprüchen am ehesten sich fortentwickeln, wenngleich nicht unberührt von den Invasionen der neuen Pflanzen im Norden und Süden, welche auch oft genug auf den Hochgebirgen tief in die tropischen Regionen hinein einschneiden und sich unter dem Aequator begegnen können. Es würde aber irrig sein zu glauben, dass etwa alle Gebirgsfloren ähnlich den mitteleuropäischen gestaltet und von glacial-alpinen Pflanzen besetzt sein müssten; überall haben die Pflanzen der Thäler in allmählicher Acclimatisation sich ein grösseres oder kleineres Stück der anstossenden Berglandschaften zu eigen zu machen gewusst, und so sind auch die tropischen Gebirge mit tropischer Montanflora besetzt, aber niemals sehr hoch hinauf.

Die tropische Vegetation hat rings um die Erde gewisse gemeinsame Charakterzüge, welche zuerst herausgehoben werden sollen. Es handelt sich dabei nicht allein um das Vorkommen einer bestimmten Zahl von Ordnungen (s. Abschnitt II), sondern auch um wesentliche Momente in der Verbreitung der mit dem Norden und Süden gemeinsamen Ordnungen, welche bei den Heimathbestimmungen der Ordnungen allein nicht zu Tage treten. Ein solches Moment ist z. B. die Häufigkeit, da dieselbe Ordnung in den borealen oder australen Florenreichen eine ganz unbedeutende Erscheinung liefern, für die Tropen aber ein Merkmal ersten Ranges bilden kann, und ebenso umgekehrt. Ein zweites Moment betrifft das Auftreten derselben Ordnung in der einen Ländergruppe in Gestalt von Waldbäumen, in der anderen Gruppe als Kräuter gemischt mit ganz anderen Genossen; auf solche Weise treten auch aus dem systematischen Katalog diejenigen Ordnungen schärfer hervor, welche an der Zusammensetzung der Pflanzendecke einen hervorragenden Antheil nehmen. Darin liegt dann selbstverständlich ausgedrückt, dass die Verschiedenheit des Auftretens derselben Ordnung auch durch die Verschiedenheit ihrer Gattungen bedingt wird. Die rein biologischen und physiognomischen Charaktere, für den Unerfahrenen im Pflanzensystem die auffälligsten und wichtigsten, gehören nicht in diesen Theil der botanisch-geographischen Betrachtung.

Es giebt eine sehr anschauliche Skizze von der Vegetation der tropischen Urwälder, welche ein in den Tropen beider Hemisphären wohl erfahrener Reisender, A. R. WALLACE, uns als die Summe der unmittelbarsten Eindrücke aut seinen Wanderungen überliefert hat.[1] In dieser Schilderung treten die Wachsthumsweisen der dikotylen Hölzer, der aufrechten Stämme sowohl als der Lianen, auch ihre Eigenthümlichkeit, Blüthen am Stamm gelegentlich erscheinen zu lassen, auf; aber wenn er auf einzelne charakteristische Ordnungen eingeht, so ist es fast nie eine dikotyle, sondern als hervorragend bezeichnet er die *Palmen*, *Araceen*, *Pandaneen*, *Scitamineen*, *Orchideen* und Gräser-Tribus *Bambuseen*, von Dikotylen die »Mangroven«, also den Rhizophoraceen aber auch anderen Ordnungen (Verbenaceen) angehörige küstenbewohnende Holzpflanzen. Diese hervorragende Wichtigkeit der Monokotylen finden wir in allen analytischen Schilderungen der Tropenflora bestätigt, obwohl unter den genannten Ordnungen nur die Pandaneen eine exclusiv tropische Sippe sind, die anderen aber die Grenzen der engeren Tropenflora süd- und nordwärts überschreiten. Man könnte von den übrigen Monokotylen vielleicht noch die *Commelinaceen* und *Dioscoreaceen* als tropisch-charakteristisch hinzufügen, noch erwähnen, dass die Gräser und *Cyperaceen* hier wie überall in einer Fülle eigener Gattungen und Arten vertreten sind, und dass einige beschränktere Ordnungen von local sehr hoher Wichtigkeit auch in den Tropen sich finden (s. unten!). — Umgekehrt treten unter den Dikotylen die

---

[1] Tropical Nature. London 1878.

Compositen, besonders die Lactucaceen[1]) sehr zurück, obwohl sie fast in keiner Localflora wirklich fehlen; in den brasilianischen und malayischen Wäldern sollen sie äusserst dürftig vertreten sein, und Beccari's Sammlung von 1849 Sarawak-Pflanzen enthielt nur 6 Compositen;[2]) unter den hier auftretenden Arten befinden sich aber alsdann nicht selten baumartige. Dafür sind die †*Rubiaceen* um so häufiger; von den Corollifloren ganz andere Ordnungen wie in Europa: *Gesneraceen*, †*Bignoniaceen, Acanthaceen, Verbenaceen; Convolvulaceen* und *Solanaceen* europäischen Formen ähnlicher; *Asclepiadeen*, †*Apocyneen*, †*Loganiaceen* und †*Oleaceen;* von den antistemonen Gamopetalen sind die †*Myrsineen*, †*Sapotaceen*, †*Diospyreen* und †*Styraceen* häufige Vertreter, während die *Ericaceen* als endemische Gebirgspflanzen eine wichtige Rolle spielen. Unter den Calycifloren tritt uns sogleich wieder ein Wechsel der Ordnungen darin entgegen, dass die Umbelliferen innerhalb der Tropen ebenso selten sind, als die *Araliaceen* häufig; an Stelle der Rosaceen finden wir wenige †*Crysobalanaceen*. Die †*Leguminosen* sind hier in allen drei Ordnungen ungemein zahlreich vertreten; aus der Klasse der Onagrarien sind die *Rhizophoraceen* (Mangroven) schon erwähnt, denen sich †*Combretaceen, Melastomaceen* und †*Myrtaceen* neben *Lythraceen* anschliessen; die *Cucurbitaceen* sind sehr zahlreich, erscheinen im tropischen Ost-Afrika sogar in Baumform, bilden sonst aber rankende Klettergewächse. Von den Discifloren sind †*Sapindaceen*, †*Malpighiaceen* und dazu die ganze Klasse der *Terebinthinae* relativ erwähnenswerth, noch in weit höherem Grade aber die †*Euphorbiaceen*, von denen die grösste Fülle von Tribus sich hier vereint und welche zu einer der hervorragendsten tropischen dikotylen Ordnung gehören. Auch die *Hysterophyten* treten in den Tropen arten- und ordnungsreicher auf, so dass die grösseste dikotyle Blüthe, *Rafflesia Arnoldi* in Java, gerade von dieser merkwürdigen Abtheilung des Gewächsreiches geliefert wird. Von den Thalamifloren verdienen die †*Columniferen* in ihren 3 Ordnungen (zumal die Tribus *Bombaceen, Sterculien, Büttnerien)* genannt zu werden; unter den Guttiferen die †*Dilleniaceen*, †*Camelliaceen* und †*Clusiaceen* als allgemein verbreitete Ordnungen; ferner die †*Bixaceen, Menispermaceen* und †*Anonaceen*. Endlich unter den Apetalen die †*Lauraceen* und ihre Verwandten, die †*Moraceen* als häufigste Vertreter der Urticoideen, die *Piperaceen*, aber nur wenige Vertreter der Kätzchenblüthler. Dagegen von den Gymnospermen die *Cycadeen*.

Diesen in erster Linie charaktergebenden Ordnungen gesellen sich dann noch solche zu, welche zwar echt tropisch, aber in den Tropen auf die östliche und westliche Hemisphäre beschränkt sind und welche daher hier in der allgemeinen Aufzählung auszulassen waren. Von den vielen holzbildenden Ordnungen der Dikotylen sind diejenigen, welche hauptsächlichen Antheil an der Zusammensetzung des tropischen Urwaldes mit aufrechten Stämmen oder als Lianen nehmen, mit einem † bezeichnet

Diese gemeinsamen Züge der Tropen erliegen einem vielfachen Wechsel, wenn wir von Asien zu Amerika, von Amerika zu Afrika hinübergehen, obgleich wir uns alsdann immer in der »tropischen« Flora bewegen. Es ist aus dem Vorkommen von so vielen gleichen Sippen, welche nordwärts und südwärts völlig fehlen, der unzweifelhafte Schluss zu ziehen, dass der Urgrund der Tropenflora ein gemeinsamer war, und Darwin hat schon in seinem Origin of Species[3]) die Vermuthung aufgestellt, dass die gegenwärtige Tropenflora der weiter fortentwickelte und vermischte Rest von zwei ursprünglichen Subtropen-Floren sei, welche sich an die Stelle einer noch älteren und jetzt zerstörten oder unkenntlich gewordenen Aequatorialflora gesetzt hätten. Jedenfalls zeigt aber die starke Verschiedenheit, welche die Tropenflora der Gegenwart in Asien, Afrika, Amerika zeigt, dass ihr gemeinsamer Ursprung schon in sehr weiter Vergangenheit liegt und dass seitdem viel mehr getrennte Fortentwicklung stattgefunden hat. So ist auch ENGLER[1]) in Zusammenfassung seiner Untersuchungen zu dem Schluss gekommen, dass schon in der Tertiärperiode wenigstens zwei verschiedene Tropenfloren ausgebildet waren, deren Glieder er als das paläotropische und das neotropische Florenelement bezeichnet, die Tropenflora der Alten Welt (Afrika mit Inseln, Asien) und der Neuen Welt (südliches Nord- und nördliches Süd-Amerika). Die Differenzen in diesen beiden Florenelementen sind höchst bedeutend; sie drücken sich darin aus, dass einzelne Ordnungen ausschliesslich dem einen oder dem anderen angehören (Bromeliaceen, Pandaneen, Cyclanthaceen, Nepenthaceen, Dipterocarpeen etc.), oder dass von den grossen allgemein-tropischen Ordnungen vielfach die Tribus, mindestens aber die Gattungen nach beiden Hauptelementen verschieden sind, so z. B. bei den Palmen. BENTHAM[2]) bemerkte gelegentlich einer Prüfung dieser Verhältnisse, dass bei einem Vergleich zwischen tropischem Asien und Amerika die Aehnlichkeit sich nur in den Sippen höheren Grades bewegt, nämlich in der Mehrzahl der Ordnungen und in gewissen grosszusammengefassten Gattungen, dass aber die kleineren (»natürlichen«) Gattungen und Arten, und auch sehr viele Sippen höheren Ranges, absolut verschieden sind.

---

[1]) Namen und Reihenfolge der Ordnungen beziehen sich stillschweigend hier und im Folgenden auf die im systematischen Theil gegebene Anordnung und systematische Aufzählung.

[2]) Dyer, Lecture on Plant Distribution (Proc. Roy. Geogr. Soc. Bd. XXII, No. 6, 1878, pag. 12.

[3]) Vierte Ausgabe, pag. 447.

Diese Verschiedenheiten haben sich ganz im Anschluss an den geographischen Untergrund ausgebildet; nichts ist natürlicher, als dass der strengste Abschluss zwischen dem tropischen Amerika und den Tropen der gesammten Alten Welt eintreten musste, nachdem die näher zusammenstossenden nördlichen Gegenden beider von einer den Wanderungen tropischer Pflanzen unzugänglichen anderen Flora besetzt waren. Aber auch die Ausgliederung von Verschiedenheiten in den Tropenreichen der Alten Welt selbst ist nicht ausgeblieben, obgleich diese, um das Becken des Indischen Oceans gelegen, viel leichter mit einander in Berührung bleiben konnten, als das Amazonenstromthal mit Guinea im westlichen Afrika, oder auch die tropische Westküste Amerika's mit den ostasiatischen Insel-Archipelen. So gliedert sich die Tropenflora der Alten Welt nach Afrika und Indien, so aber, dass noch ein Mal eine Art von vermittelndem Gliede mit wiederum ganz neuem und eigenartigem Charakter in Madagaskar und den Maskarenen ausgebildet ist, dessen Verwandtschaften theils in Afrika, theils in Indien liegen, theils überhaupt »tropisch« von unbestimmterer Herkunft sind. Nur die tropische Nordküste Australiens hat sich nicht in hohem Grade eigenartig entwickelt, sondern nimmt als »Austral-Asien« — wie man dies Land zweckmässig nennen kann — am indischen Charakter Theil.

Folgendes Schema veranschaulicht daher die verschiedene Ausgliederung der Tropenfloren:

Tropenflora der Neuen Welt. ⟺ Tropenflora der Alten Welt.

Tropenflora der Neuen Welt.
  | Trop. Amerika.

Tropenflora der Alten Welt.
  / Trop. Afrika.
  | Ostafrikanische Inseln.
  \ Indien mit Nord-Australien.

---

[1]) Versuch e. Entwickl. d. Pflanzenw. Bd. II., pag. 327.

[2]) Address to the Linnean Society 1869, pag 24, nach DYER l. c., pag. 24.

Die geographische Gliederung der Palmen, Araceen, und Scitamineen nach den 2 hauptsächlichen und den davon abgeleiteten Florenelementen zu verfolgen ist jetzt leicht, weil Specialarbeiten dafür vorliegen. Die tropischen Gräser, Cyperaceen und Orchideen sind in dieser Beziehung einstweilen noch nicht scharf gesichtet. Andere monokotyle tropische Ordnungen kommen überhaupt nur als Glieder eines Florenelementes vor. Es ergiebt sich dabei für die Monokotylen insgesammt eine scharfe Gliederung der Sippen in den tropischen Floren.

So sind die Gattungen der Palmen in der Alten- und Neuen Welt durchweg[1]) verschieden; auch Madagaskar und die Maskarenen mit Einschluss der Seychellen haben ihre eigenen Gattungen, von denen nur einige das benachbarte Festland berühren; die Raphieen leben mit den ihnen nächst-verwandten Gattungen nach Continenten getrennt, *Raphia* auf dem afrikanischen Festlande mit Berührung von Madagaskar, *Sagus* im malayischen Archipel mit Berührung des indischen Festlandes. Alle *Phönix* sind auf die Alte Welt beschränkt und finden sich ausser Afrika (Continent) nur im indischen Archipel und Festland bis zu Borneo, nicht weiter ostwärts. Die ganze Tribus der Borasseen beschränkt sich auf die gesammten Tropen der Alten Welt, ebenso die Calameen, die Caryoteen nur auf das indische Florenreich; dagegen haben die Tropen Amerika's die Tribus der Mauritieen, die Cocoineen und die Iriarteen für sich allein, so aber, dass von diesen Tribus ein grosser Theil einander in den beiden Erdhälften »repräsentativ« vertritt (die Caryoteen die Iriarteen, die Borasseen die Mauritieen etc.) —

Nicht ganz so streng sind die Araceen gesondert[2]), da jede der Unterordnungen in der Alten und Neuen Welt vertreten ist; auch ist diese Ordnung weniger exclusiv tropisch, da sich unter 738 (i. J. 1879 gezählten) Arten 680 tropische und über 50 extratropische befinden. Doch ist auch hier die grosse Mehrzahl der Gattungen entweder auf die Alte oder auf die Neue Welt beschränkt; als Ausnahme ist *Acorus* weiter verbreitet, das neotropische *Spathiphyllum* kommt mit 17 Arten in der Neuen, mit 1 Art in der Alten Welt (Indien) vor, das Umgekehrte gilt von *Homalomena* (10 Arten indisch, 5 amerikanisch) und *Cyrtosperma*. Dabei sind aber von 42 eigentlichen Araceen-Gattungen Indiens 31 auf dieses Reich beschränkt, von 16 anderen Gattungen Sudans 11 dort endemisch etc. —

Von der Scitamineen-Klasse kommen die Musaceen zwar in beiden Hemisphären vor, doch ihre Gattungen grösstentheils streng geschieden: *Heliconia* im tropischen Amerika, *Urania* dagegen in den Tropen der Alten Welt, *Strelitzia* im südlichen tropischen Afrika und von da in das australe Cap-Florenreich übertretend, *Ravenala* (»Baum der Reisenden«), die prachtvolle Gattung von Madagaskar mit riesigen zweizeilig gestellten Blättern; *Musa* selbst, die Banane, hat ihre ursprüngliche Heimat sicher in den altweltlichen Tropen. Ebenso ist es bei den Zingiberaceen, von denen die Maranteen in Amerika vorwiegen, in Afrika in anderen Gattungen häufig sind, aber Asien mehr meiden; die Zingibereen selbst dagegen sind in Asien sehr häufig, und nur die — allerdings grosse — Gattung *Costus* und *Renealmia* sind tropisch-amerikanisch.

Dies sind einzelne Beispiele von den Monokotylen; für die Dikotylen liegen die viel exacter sprechenden Gesammtzählungen der in den Tropen vorkommenden

---

[1]) *Raphia vinifera* ist von Guinea nach dem Amazonenstromthal verschlagen, *Cocos nucifera* ist tropisch-ubiquitär geworden, *Elaeis guineensis* ist von Nord-Brasilien nach Afrika ausgebreitet; das sind die 3 einzigen Ausnahmen: vergl. meine Abhandlung in Botan. Zeitung. 1876 pag 801. — Siehe auch die Karte in Geograph. Mittheil. 1878, Taf 2.

[2]) Nach ENGLER, in Monographiae Phanerogamarum Bd. II. (Suites au Prodromus.)

Gattungen nach ihrer Vertheilungsweise in den einzelnen Territorien vor, welche **Engler** auf Grund der von **Bentham** und **Hooker** vollzogenen Bearbeitung der Genera plantarum anstellte.[1] Das Hauptresultat davon ist etwa folgendes: Die Gesammtzahl der dikotylen in den Tropen vorkommenden Gattungen beträgt 3617; von dieser grossen Zahl sind in den Tropen der Alten und Neuen Welt allgemein verbreitet nur 180; dagegen sind auf das tropische Afrika beschränkt 312 Gattungen, auf Madagaskar mit den Maskarenen und Seychellen 130, Afrika und Indien allein gehören 182 Gattungen an, auf das weite Indische Florenreich sind beschränkt 870, auf das tropische Amerika 1448 Gattungen[2]; — nur 70 kommen gleichzeitig im indischen und tropisch-amerikanischen Florenreich vor, nur 116 in diesen beiden Florenreichen und zugleich noch auf dem afrikanischen Continent; der Rest der Gattungen zerstreut sich mit kleinen Beträgen in mannigfachen Combinationen in einem nach dieser oder jener Richtung hin übergreifenden Areal. Zählen wir aber die Gattungen zusammen, welche auf eins der gerontogäischen Florenreiche beschränkt sind, oder welche zwei eng benachbarten allein angehören, wie z. B. die 182 indisch-afrikanischen Gattungen, und fügen wir ausser den schon genannten Ziffern noch 51 zwischen Afrika und den östlich daran angrenzenden Inseln vertheilte Gattungen hinzu, so erhalten wir eine Gesammtzahl von 1545 Gattungen der gerontogäischen Tropen mit einem Areal, welches in der Hauptmasse der Fälle nur auf eins der drei sich in sie theilenden Florenreiche beschränkt ist; und dieser Zahl stehen dann die 1448 neotropischen Gattungen in dem ungetheilten Florenreich des tropischen Amerika's gegenüber. Diese beiden Ziffern lassen nur einen Rest von wenig über 600 ohne dieses Princip zerstreuten Gattungen übrig, und dieser Rest liesse sich durch eingehende Discussion in einem die Ausnahmestellungen sehr abschwächenden Lichte darstellen. Dazu kommt noch, dass in den *Genera plantarum* von **Bentham** und **Hooker** der Gattungsbegriff so weit gefasst ist, dass viele klare Thatsachen der natürlichen Systematik in der geringeren Gattungszahl versteckt liegen und bei Zurückführung auf die monophyletischen Sippen auch hier ganz anders erscheinen würden. Es mag also das erst in Einzelbeispielen und hernach ziffernmässig erläuterte Princip der inneren Scheidung der grossen tropischen Florengruppe in die genannten kleineren Theile als vier natürliche Florenreiche von allerdings ungleichem Werthe ihrer Charaktere hiermit bewiesen sein und nur noch kürzere Bemerkungen über die einzelnen Florenreiche selbst folgen.

1. Tropisch-afrikanisches Florenreich.[3] Es wird aufgefallen sein, dass gerade der afrikanische Continent, der die grösste zusammenhängende Ländermasse mit tropischer Vegetation darstellt und beiderseits durch einen ziemlich breiten Wüstengürtel gegenwärtig gut abgeschlossen ist, verhältnissmässig weniger auf sich beschränkte Gattungen aufweist (nämlich 312 dikotyle G.) als die übrigen Haupttheile. Dabei ist aber seine Flora nicht überhaupt so sehr arm an Gattungen; denn ausser den 180 in den Tropen allgemein verbreiteten Gattungen hat es 51 mit dem ostafrikanischen Inselreich, 182 mit Indien, 60 mit Indien und dem ostafrikanischen Inselreich, 48 mit Amerika allein, 14 mit Amerika, Indien und

---

[1] Versuch e. Entwickl. d. Pflanzenwelt, Bd. II. Capitel 6.

[2] Da **Engler** den Begriff des »tropischen Amerika's« weiter gefasst hat, als ich die Grenzen für das tropisch-amerikanische Florenreich setze, so ist die angeführte Zahl zu hoch; sie umfasst die endemischen Gattungen des mexikanischen Hochlandes und die chilenisch-andinen Gattungen mit.

[3] Die Benennung der Reiche sowohl als der sie zusammensetzenden Gebiete erfolgt im Anschluss an meine frühere Abhandlung: Die Florenreiche der Erde, 1884, pag. 43—70.

dem ostafrikanischen Inselreich, endlich 116 mit Indien und Amerika gemeinsam. Diese Vertheilungsweise ist in mehr als einer Hinsicht bemerkenswerth, besonders weil sich die Verwandtschaft zwischen Amerika trotz der Trennung durch den Atlantischen Ocean und Indien theilt. Es ist daher schon öfter die Ansicht ausgesprochen, die Flora des tropischen Afrika's sei eine sehr alte und zeige Urstämme, welche östlich und westlich von ihm zu ähnlicher Weiterentwicklung gelangt seien. Aber dabei ist es merkwürdig, dass einzelne, schwierig zu verbreitende Pflanzenarten gerade zwischen dem atlantischen Amerika und Afrika ausgetauscht sind, wofür man die Palmen *Raphia vinifera* und besonders *Elaeis guineensis*, die Leguminosen *Entada* und *Gyrocarpus*, besonders aber die Fett-liefernde *Carapa procera* (Meliacee) an der afrikanischen Westküste und in Guyana, *Mammea* und *Trichilia* als zwei andere Beispiele betrachten mag, die sich zu einer grossen Zahl identischer und repräsentativer Sippen ausdehnen liessen. Dies lässt doch auf eine auch in jüngerer Zeit thätig gewesene Verbreitungsmöglichkeit schliessen, die aber kaum auf dem Landwege möglich war.

Die einzelnen Entwicklungsgebiete dieses Florenreichs laufen im Inneren des Continents, da derselbe nur wenig natürliche Sperren zeigt, ziemlich in einander, sind aber an den Küsten oder im Anschluss an einige massige Hochgebirgssysteme dennoch unschwer herauszufinden:

Die West- und Ostküste, die erstere besonders zwischen Niger- und Congo-Unterlauf, die letztere vom Aequator bis Natal, beherbergen beide eine eigenartige, mit vielen Repräsentativarten ausgerüstete reiche Tropenflora, welche auch das Innere des Continents, wo grosse Savannen und lichte Galleriewälder ausgebreitet sind, grösstentheils unter sich theilen und als Florengebiete 1. Guinea und 2. Sansibar-Natal zu nennen sind. Für diese beiden Gebiete muss auch des Auftretens hoher *Pandanus*-Arten gedacht werden, da diese Ordnung nicht die Tropen im Allgemeinen (wie Palmen, Araceen, epiphytische Orchideen) auszeichnet, sondern nur die 3 tropischen Florenreiche der Alten Welt. Die Bombaceen (Tribus der Sterculiaceen) haben in *Adansonia digitata* einen besonders charakteristischen Savannen-Baum geliefert. Ein drittes reiches, ganz anders construirtes Gebiet: 3. Ost-Afrika und Yemen (da die Südwestecke Arabiens und auch die Insel Sokotra sich ihm anschliesst) breitet sich über die Galla-, Somali- und Abessynischen Bergländer aus und erstreckt seine Charakterformen nordwärts auf den das rechte Nilufer begleitenden Höhen entlang und südwärts über die äquatorialen Hochgebirge (Kenia, Kilima-Ndscharo) tief in das zweite Florengebiet hinein, zum Theil hier eine natürliche Sperre gegen die Guinea-Arten bildend; dies ist die Heimat der Balsambäume, des Kaffees und auch das Entwicklungsgebiet der Salvadoraceen. Es folgen dann noch zwei Uebergangsgebiete sowohl zu den borealen als zu den australen Subtropen hin; unter solchen Uebergangsgebieten sind hier, wo jedes Gebiet seinen eigenen Schatz von Arten als Charakter besitzen soll, nicht solche Länder zu verstehen, wo einfach die Areale zweier anderer Gebiete sich mischen und bunt durchkreuzen, sondern solche, in denen neue mit besonderen Eigenschaften versehene Arten vom Typus des Florenreiches sich neben Ueberläufern aus den beiden angrenzenden Gebieten ansässig gemacht haben, in denen aber trotzdem der gesammte Vegetationscharakter (in den Formationen und in der Häufigkeit besonders charakteristischer Tropen-Ordnungen wie Palmen, Pandaneen, Guttiferen etc.) nicht der tropischen Fülle entspricht. Ein solches Uebergangsgebiet, welches ich für die gegenwärtige Erdperiode als das Entwicklungsgebiet der *Phoenix dactylifera* betrachte, ist

4. die südliche Sahara und Hadramaut mit ungefährer Nordgrenze durch den nördlichen Wendekreis.

Phoenix ist im Tertiär von Süd-Europa so formenreich und unzweideutig vertreten, dass ihre Ursprungsheimat ebenso gut dort als im nördlichen Afrika liegen kann. Auch jetzt noch reicht sie in die, dem Florenreich der Mittelmeerländer zugezählte, nördliche Sahara hinein und bildet damit einen afrikanischen Typus inmitten einer sonst grösstentheils mediterranen Vegetation. Umgekehrt verbreiten sich mediterran-orientalische Gattungen wie z. B. *Astragalus* auch in die zum tropisch-afrikanischen Florenreich zugezählte südliche Sahara.

Das andere Uebergangsgebiet ist 5. die Kalahari mit zahlreichen Uebergängen gegen das austral-afrikanische Florenreich hin, die Heimat der Gnetacee *Welwitschia mirabilis.*

2. Ostafrikanisches Insel-Florenreich. — Als systematischer Charakter dieses Florenreichs ist schon die Eigenartigkeit seiner Entwicklung mit ausgesprochener Verwandtschaft sowohl zum continentalen Afrika als Indien genannt. Hierfür mögen einige Beispiele angeführt werden: Fast alle auf den Inseln vorkommenden Palmen bestehen aus im Florenreich endemischen Gattungen, die Seychellen allein haben 6 nur auf sie beschränkte und theilweise monotypische Palmen. Die Ordnungen der Brexiaceen (No. 57 in der systematischen Aufzählung) und Chlaenaceen (No. 150) sind auf Madagaskar beschränkt, wo ausserdem ein grosser Reichthum endemischer Gattungen (schon i. J. 1878 waren deren über 90 bekannt) herrscht. Im Vorkommen der Pandanaceen schliessen sich die Inseln sowohl an Afrika als an das indische Florenreich an. Mit dem letzteren theilen sie die Verbreitung einiger beschränkterer Ordnungen, nämlich der Dipterocarpeen und Nepentheen, deren Areal vom nördlichen Madagaskar mit Ueberspringung des indischen Oceans zur Südspitze der vorderindischen Halbinsel und von da weiter zum östlichen Himalaya und zum malayischen Archipel sich erstreckt. — Die Verwandtschaft mit dem neotropischen Florenreich ist dagegen in diesen ostafrikanischen Inseln sehr gering ausgeprägt.

Als Gebiete, wenn man es für nöthig hält solche speciell zu unterscheiden, bieten sich die einzelnen Inseln selbst dar. Madagaskar, auf dessen südwestlichen Höhen und Savannen übrigens das austral-afrikanische Florenelement eine Verbreitungs- und Entwicklungsstätte gefunden hat, würde das Hauptgebiet bilden, das zweite die Maskarenen mit Rodriguez, das dritte die Seychellen.

3. Indisches Florenreich. — Dieses Florenreich erstreckt sich in weiter Zerstreuung von der westlichen Halbinsel Indiens selbst über die östliche bis zu den Gebirgen, welche hier die Scheide gegenüber der boreal-subtropischen Flora im angrenzenden China zu bilden haben, schliesst alle zwischen 17° nördl. Br. und dem südlichen Wendekreise gelegenen Inseln ein (Philippinen, Sunda-Inseln, Malayischer Archipel, Neu-Caledonien mit Einschluss der benachbarten Norfolk- und Lord-Howe-Jnseln, Polynesien, Sandwich-Inseln) und endet mit Inbegriff der tropischen Nordküste Australiens.

Nord-Australien wird jetzt allgemein seit Engler's Vorgange zu demselben Florenreich gezogen, welches auch die nördlich angrenzenden Inseln und Hinterindien enthält. Zwar sind von seinen ca. 1600 Arten fast 41 ⅌ endemisch und dadurch zeichnet es sich als wohlumgrenztes Gebiet mit in jüngerer Zeit abgeschlossener Entwicklung aus; aber nicht nur sind von den nicht in ihm endemischen Arten ca. 400, also etwa 25 ⅌, ein Bestandtheil der allgemeinen Tropenflora und besonders der indischen Monsunländer, sondern es gehören auch seine endemischen Bestandtheile zum indischen Florenelement in Hinsicht auf

Gattungscharakter oder weiter gehende Verwandtschaft. Dagegen bildet das übrige Australien einen scharfen Gegensatz zu der tropischen Nord- und Nordostküste und nimmt Theil an der australen Florenreichsgruppe; nur an den Küstengebirgen von Queensland entlang, ja sogar bis nach Neu-Süd-Wales hinein erstreckt sich noch eine starke Verbreitungslinie tropisch-indischer Sippen und bildet hier ein schwieriger nach seinen Florenelementen zu trennendes Gemisch mit vielen endemischen Arten. Hier hat das tropisch-indische Florenreich auch auf den Gebirgen Coniferen ausgebildet, *Araucaria* und in dem ostwärts und nordöstlich gelegenen Inselgebirgen ausserdem *Dammara*, welche sonst in den Tropen selten sind. Sie fehlen z. B. auch dem tropischen Afrika und ebenso dem westlichen continentalen Antheil Indiens an diesem Florenreich.

Es geht überhaupt durch das indische Florenreich eine Art von Scheidelinie hindurch, welche seine westlichen Landschaften (Hindostan) an das tropische Afrika anschliessen lässt und erst in den östlichen eine viel grössere Fülle neuer, eigenartiger Sippen entwickelt. Einiges Licht auf dieses wichtige Verhältniss wirft die wahrscheinliche geologische Entwicklung des Landes im älteren Tertiär;[1] während der Eocenperiode bildete Hindostan eine von dem übrigen Asien getrennte Insel, und ein westwärts bis in das jetzige orientalische Gebiet hinein sich erstreckendes Meer schied an seinem nördlichen Gestade die alte indomalayische Flora in ihrer Hauptmasse, selbstverständlich ohne die Verbreitung vieler Einzelarten zu hindern. —

Die Tribus der Palmen, welche diesen Theil der gerontogäischen Tropen auszeichnen, sind schon oben (pag. 436) angeführt, ebenso die Pandanaceen, Zingiberaceen, Musaceen; einige Coniferen, zu denen man noch für Hinterindien Cupuliferen *(Quercus!)* hinzuzufügen hat, als montane Tropenbewohner. Von den Gesneraceen sind hier die Pedalineen ausschliesslich entwickelt; hier ist das Hauptentwicklungsgebiet der Moraceen in ihren beiden Gruppen der Moreen und Artocarpeen, ebenso einer Fülle von Lauraceen mit den ihnen verwandten Myristicaceen. Das Interesse des Areals von Dipterocarpeen, welche für die indische Flora von hoher Bedeutung sind und vom tropischen Himalaya bis Neu-Guinea zu den interessantesten Waldbildnern gehören, ist schon erwähnt, ebenso wie das von *Nepenthes*. Im Uebrigen gilt das über die allgemein verbreiteten Tropenordnungen gesagte mit dem nochmaligen Hinweise auf die zahlreichen hier endemischen Gattungen oder sogar Gattungsgruppen.

Bei der Mannigfaltigkeit der geographischen Gliederung, welche in alter Zeit einen Theil der Länder mehr an Afrika als an Malesien anschloss und in jüngerer Zeit zu neu abgeschlossenen Ländern und Inseln geführt hat, so dass die Zoologie[2] bekanntlich zwischen den malayischen Inseln und Sunda-Inseln eine an den Eilanden Bali-Lombok vorbeiführende tiefgehende Scheidungslinie annehmen zu müssen glaubt, ist eine reichere Gliederung des ganzen Florenreiches zu Gebieten selbstverständlich. Ich unterscheide als solche: 1. Dekhan, das innere Berg- und Hochland der westlichen indischen Halbinsel umfassend, mit am meisten ausgesprochener Verwandtschaft zum tropischen Afrika; 2. südwestliches Indien, die Südspitze und den dem bengalischen Meerbusen zugewendeten Küstenstrich (Ceylon-Travancore) umfassend; 3. Nepal-Barma und 4. Siam-Annam als die dann östlich folgenden regenreichen Gebiete des montanen und hinterindischen Festlandes, welche schon im Tertiär mit den malayischen Gebieten in unmittelbarem Zusammenhange gestanden zu haben scheinen. Hainan und Formosa werden an das 4. Gebiet angeschlossen; dagegen gehört die Halbinsel Malacca und die Philippinen-Gruppe (welche sehr viel eigenartiges aufzuweisen hat wie alle die einzelnen Inseln) schon zum folgenden Gebiet: 5. Sunda-Inseln, und zwar Sumatra, Java, Borneo. Es folgt dann 6. das Papua-Gebiet, abgegrenzt vom vorigen durch die erwähnte Bali-Lombok- und Macassar-Strasse, so dass schon Celebes und alle in diesem Meridian gelegenen kleineren Inseln dazu gehören, und als Centrum dieses ganzen Gebietes Neu-Guinea, dazu die Marianen, Neu-Caledonien etc. 7. Nord-Australien versteht sich nach dem vorher gesagten von selbst als gut entwickeltes Gebiet, dem dann endlich noch 8. Polynesien und 9. die Sandwich-Inseln folgen.

---

[1] Nach Dyer, Lecture on Plant Distribution; l. c. pag. 25.

[2] Vergleiche Wallace, Geographical Distribution of Animals, London 1876; Bd. I, pag. 315, Karte.

4. Tropisch-amerikanisches Florenreich (neotropisches Florenreich). — Wir sind von den anderen Continenten her gewohnt, die tropische Flora sich in breiter Ländermasse um den Aequator lagern und tiefe Einschnitte durch die borealen oder australen Florenreiche erst in der Nähe der Wendekreise bewirkt zu sehen. Wenn wir aber unter tropischer Flora nicht nur überhaupt die innerhalb von 12° nördl. Br. und 12° südl. Br. und darüber hinaus beiderseits vom Aequator wachsenden Pflanzen verstehen, welche Hitze ertragen und nöthig haben, wenn wir darunter den botanisch-systematischen Begriff einer aus Ordnungen wie: Palmen, Pandaneen, Araceen, Clusiaceen, Anonaceen, milchenden Artocarpeen etc. (vergl. pag. 433—434) zusammengesetzten Flora verstehen, so können wir nicht das ganze äquatoriale Amerika zu dieser Tropenflora zählen. Denn es beginnt in Süd-Amerika mit einer über den Aequator nordwärts bei Bogota etwas hinausgreifenden Zunge auf der inneren Hochfläche der Anden ein Gebiet, welches schon an der Bai vonGuayaquil, also etwa unter 4° südl. Br., die Gebirgsregion verlässt und sich dann an der ganzen West-Küste entlang bis zu den Breiten ausdehnt, wo die australe Flora auch in den anderen Continenten allgemein zu herrschen beginnt, d. h. also wo sie etwa auf Chile trifft. Die Ostgrenze dieses pacifischen Küstensaumes ohne tropische Flora läuft am Osthange der Cordilleren von Bogota und Quito durch Ecuador, Peru und Bolivien so, dass nur die inneren Plateaus und der Westabhang der Küstenkette gegen den Stillen Ocean hin als extratropisch im Sinne der gegebenen Definition gelten, während der feuchte Osthang der Anden bis hoch hinauf zu den Regionen mit Wachspalmen und epiphytischen Berg-Orchideen das tropische Florenelement zu einer reichen montanen Entfaltung gebracht hat. Die südliche Grenze der neotropischen Flora verläuft dann weiter vom bolivischen Cordilleren-Plateau auf Oran und Salta in Argentinien zu, wo aber am Osthange der Anden noch reiche Tropenwälder sich ausbreiten, und verläuft dann mit mannigfachen Ausbuchtungen durch den Gran Chaco am Unterlauf des Paraná entlang bis zum ungefähren Abschluss in Uruguay. Der Norden des neotropischen Florenreiches zeigt eine ähnliche Einbuchtung durch das mexikanische Hochland, um welches herum der Tropenstrich nur einen schmaleren Küstensaum an beiden Oceanen bildet, während die Antillen- und Bahama-Inseln, ja sogar neueren Forschungen zufolge die südliche Hälfte von Florida noch vollen Antheil an den Tropencharakteren haben. Aber wie auf dem mexikanischen Hochlande boreale Sippen ausgebreitet sind, so auf den inneren Hochplateaus der Anden und in dem pacifischen Küstengebiet neben wenigen borealen überwiegend australe Sippen.

Dabei ist nicht zu übersehen, dass bei der oceanischen Abgeschlossenheit

Amerika's südlich von 50° nördl. Br. und der für die Verbreitung mancher Sippen günstigen Erhebungslinie der Andenkette an seiner Westseite gewisse Gattungen und Ordnungen sich von Mexiko, ja sogar von den südlichen Vereinigten Staaten, durch die Tropen hindurch bis nach dem nördlichen Patagonien hin verbreitet finden und dadurch die australen, tropischen und borealen Gebiete Amerika's verknüpfen. Es ist hierbei hinsichtlich der Ordnungen in erster Linie an die Cacteen zu denken, welche eine specifische Eigenthümlichkeit der amerikanischen Flora als solcher bilden, unbekümmert um die sonstigen Eigenschaften der Floren vom Gebiet des Colorado in Nord-Amerika südwärts bis zum patagonischen Rio Negro. Eine zweite ähnliche Ordnung bilden die Loasaceen. Auch die Agave-Arten verhalten sich ähnlich, sind aber immerhin mehr an den heissen Gürtel gebunden.

Von neotropischen Charaktersippen ist zunächst an die betreffenden Tribus der Palmen zu erinnern, welche sich ganz in den angedeuteten Florenreichsgrenzen halten. Ebenso die Cyclanthaceen, welche in Amerika an die Stelle der gänzlich fehlenden verwandten Pandaneen getreten sind. Aus der Klasse der Coronarien sind dann noch die merkwürdigen, oft niedrige Bäume bildenden Vellosien als beschränkte Ordnung bemerkenswerth, aber noch in viel höherem Grade die zahlreichen Bromeliaceen. Unter den Dikotylen bilden die Marcgraviaceen eine interessante Charakterordnung, ebenso die Vochysiaceen und noch einige andere kleinere Sippen, welche nicht zu den auffälligen Zügen der Flora gehören; eher verdient noch Erwähnung, dass die Begoniaceen und Melastomaceen im tropischen Amerika einen bedeutenden Reichthum an Arten entfalten, obwohl sie auch im tropischen Asien nicht zurücktreten.

Als Floren-Gebiete ergeben sich hier die natürlichen Abschnitte: 1. Parana-Gebiet, den südlichen Theil zwischen dem Gran Chaco und der atlantischen Küste am Paraguay und Parana bis zu deren nördlichen Wasserscheide ausfüllend; 2. Amazonas, das ganze Gebiet dieses Riesenstromes umfassend und zugleich den Küstenstrich von Guyana; 3. Magdalena-Orinoko-Gebiet mit dem inneren Hochland von Guyana und den tropischen Anden von Ecuador und Colombia, bei 12° nördl. Br. gegen das fünfte Gebiet abschliessend; 4. Antillen-Gebiet (= Westindien in anderer Bezeichnung) mit den Inseln im mexikanischen Golf; und endlich 5. Mexiko das südliche Nord-Amerika vom 12° nördl. Br. bis zum mexikanischen Hochplateau umfassend.

b) Die australen Florenreiche.

Während der Tropengürtel eine nicht unbeträchtliche Menge gemeinsamer Charakterzüge in allen 4 Florenreichen entwickelt hat, während das massige Auftreten von Palmen allein schon zusammen mit epiphytischen Orchideen und kletternden Araceen einen bestimmten Charakter von Tropenvegetation giebt, obgleich diese 3 Ordnungen sämmtlich auch nördlich und südlich der beschriebenen Tropengrenzen vorkommen, so fehlt es an durchgreifenden gemeinsamen Merkmalen für die Gesammtheit der australen Florenreiche. Negativ kann man sie zunächst von den Tropen als Florenreiche südlich von deren Grenzen ohne Palmen, epiphytische Orchideen, ohne Pandaneen in der Alten- oder Cyclantheen in der Neuen Welt, ohne Kautschuk liefernde Milchsaft-Bäume der Dikotylen, ohne Clusiaceen etc. unterscheiden; denn wo sich in den allgemeinen Grenzen der australen Florenreiche die eine oder andere Art der genannten Ordnungen vorfindet, darf das nur als eine locale Ausbreitung der betreffenden nächstanstossenden tropischen Flora gelten. So zum Beispiel, wenn die Palmen an der Ostküste Australiens (*Livistona australis*) bis zum Gippslande, oder auf Neu-Seeland und Chatham-Insel (*Kentia sapida*) bis weit über den 40. Breitenkreis hinausdringen: das sind die fernsten Ausläufer oder die letzten Ueberbleibsel der tropischen Wanderungslinie, in diesem Falle zum indischen Florenreich, Gebiet Nord-Australien und Papua, zugehörig.

Diese Wanderungslinien geben aber auch zugleich einen Hinweis auf die Entstehungsart der australen Floren, von denen anzunehmen ist, dass sie sich aus der allgemeinen Tropenflora durch Entwicklung neuer Sippen ausgeschieden haben. Diese Sippen gehören oft zu denselben Ordnungen wie innerhalb der Tropen, oft zu ganz anderen, und oft sind es merkwürdiger Weise dieselben wie in den borealen Florenreichen. Ueber das Zustandekommen dieser Thatsache sind mannigfache Hypothesen aufgestellt, und um hier nicht zu weit in ein schwieriges Gebiet einzugehen, in welchem sehr viel Einzelkenntnisse nothwendig sind, mag es genügen, auf das oben pag. 192—201 Angeführte zurückzuverweisen.

Die besonderen Ordnungen, oder auch häufig die sonst charakteristischen Sippen höheren Grades als Gattungen, sind in den australen Florenreichen merkwürdig zerstreut und in continentaler Arealverschiedenheit. So sind z. B. die *Centrolepideen* als eine australe Ordnung aufzufassen, da sie die borealen und boreal-subtropischen Florenreiche überhaupt nicht berühren, in die Tropenflora wirklich weit hinein sich nur im indischen Florenreich erstrecken, wo sie eine Art bis Cambodja vorgeschoben haben, während ihre ganze Hauptmasse nur in Austral-Asien und im australen Amerika vorkommt, aber keine von ihnen im australen Afrika; letzteres besitzt dafür eine noch grössere Menge von *Restiaceen*, welche auch in Austral-Asien häufig sind, aber nun wiederum im australen Amerika fehlen.

Der Ausdruck» Austral-Asien« soll der Kürze halber für die südlich vom tropischen Florenreiche »Indiens« liegenden Länder gebraucht werden, also für Australien selbst südlich vom Wendekreise in ungefährer Grenzangabe, für Tasmanien, für Neu-Seeland in soweit seine Gattungen nicht zum alt-indischen Florenelement gehören, und die nächst gelegenen kleinen Inseln. Da Nord-Australien mit dem südlichen Asien zu einem Florenreich gezogen ist, und der Name »austral« hier als Gruppenbezeichnung für die 4 südlich der Tropen gelegenen Florenreiche genommen wird, giebt es thatsächlich keine kürzere Bezeichnung als »Austral-Asien«. Australien bezeichnet den fünften Continent allein in geographischer Abgrenzung.

Ebenso sind im Caplande die *Ericaceen* so überaus zahlreich und charakteristisch, während Australien fast gar keine Repräsentanten dieser Ordnung, wohl aber die nach Hunderten zählenden *Epacrideen* als Glieder einer allernächst verwandten Ordnung der *Bicornes* besitzt. Das australe Amerika hat in diesem Falle nichts ähnliches für sich, und ist überhaupt ebenso wie Neu-Seeland viel weniger produktiv an eigenartigen Gattungs- oder gar höheren Sippen-Typen. Um daher in den australen Florenreichen auch den inneren Zusammenhang zu erfassen, muss man noch über den Begriff repräsentativer Gattungen und Tribus im Rahmen derselben Ordnung hinweg an repräsentative Ordnungen selbst denken, welche sich in der Abgeschlossenheit ihres Entwicklungsreiches in Erdperioden herausbilden konnten und von denen, wenn sie entweder nicht wanderungsfähig (über den Ocean oder weite Länderstrecken) oder nicht acclimatisationsfähig sich erwiesen, fast kein Repräsentant über die ursprünglichen Grenzen des betreffenden Florenreiches hinausgelangte. Andere Ordnungen freilich sind weiter in der australen Ländergruppe verbreitet und sind dann nur nach Tribus oder

Gattungen in den einzelnen Florenreichen geschieden. Von diesen sind die *Proteaceen* als bestes Merkmal der Ländergruppe voranzustellen, und sie sind mit Berücksichtigung dieses Zweckes auch schon oben (pag. 217—218) in ihrem Areal ausführlich erörtert. Zwar geht daraus auch hervor, dass die Tropen einige Proteaceen besitzen; allein sie fallen in ihrer Bedeutung ziemlich fort, scheinen höchstens in den lichten Wäldern des Inneren von Guyana eine wesentlichere Rolle zu spielen, und müssen entweder als verwandte Vorposten der australen kräftigen Gattungen betrachtet werden, oder als verwandte Ueberbleibsel. Das letztere erscheint mir wahrscheinlicher: als die allgemeine Tropenflora mit Einschluss des Stammes der Proteaceen sich aus den australen Continentspitzen zurückzog, hinterliess sie in den Proteaceen und anderen Typen entwicklungsfähige Sippen, welche das sich leerende Terrain für sich unter neuer Formenentwicklung besetzten und die Länder allmählich zu eigenen Florenreichen sich gestalten liessen; die jetzigen tropischen Proteaceen würden dann die überlebenden Träger der alten tropischen Stammform sein.

Von anderen Charakterordnungen allgemeiner Verbreitung sind nur noch wenige erwähnenswerth, zunächst die Umbelliferen *(Apiaceen)*. Es ist zwar bekannt, dass dieselben ebenfalls in den borealen Florenreichen eine hervorragende Rolle spielen; dennoch aber darf man ihre Eigenschaft für die australe Gruppe nicht unterschätzen, da sie ihren Rang dort mit ganz anderen Gattungen behaupten als im Norden; in manchen Ländern, dort wo höhere Gebüsche am meisten verbreitet sind, treten sie in ihrer Masse zwar zurück (Cap, Australien), sind aber dafür im australen Süd-Amerika hervorragend und besondere Formationen bildend.

Von den weniger allgemein verbreiteten Ordnungen spielen auch die *Anacardiaceen* noch theilweise eine bedeutende Rolle; die Cruciferen *(Brassicaceen)* treten hier schon wieder in endemischen Gattungen auf, ähnlich wie in den wärmeren borealen Gebieten; *Oxalideen*, und *Geraniaceen* mit *Tropaeolaceen* (als Repräsentativ-Ordnungen) sind reich entwickelt, ebenso viele *Caryophyllen*, von den *Saxifragaceen* treten besondere Tribus *(Cunonieen, Escallonien)* auf, die *Crassulaceen* sind wiederum an einigen Stellen stark entwickelt, die *Phaseolaceen* und *Asteraceen* spielen auch hier wieder eine Rolle von hoher Bedeutung. Cupuliferen *(Fagus)* sind theilweise vorhanden. Die *Coniferen* sind in dieser Gruppe gleichfalls charakteristisch, wenn auch nicht in dem Maasse wie im Kreise der borealen Florenreiche: die Sippe der *Actinostrobeen* gehört ihr an als Tribus der Cupressaceen.

Unter Zusammenfassung des Gesagten lässt sich leicht bemerken, dass die Eigenthümlichkeiten jedes continentalen australen Landstückes in dieser Florenreichsgruppe noch viel stärker ausgeprägt sind als in der tropischen Gruppe. Erst in dem antarktischen Florenreich gilt wiederum eine erhöhte Gemeinsamkeit der Verbreitung für mehrere Continente, doch fällt Afrika aus geographischen Gründen hinsichtlich der Betheiligung an diesem Florenreich fort. Nachdem die subtropisch-australen Florenreiche schärfer geschieden sind als die boreal-subtropischen, ja auch als die tropischen Florenreiche selbst, folgt im antarktischen Florenreich mit seinen Ausläufern in das südliche Australien, Neu-Seeland und tief in den amerikanischen Continent entlang der Andenkette hinein eine erhöhte Verbindung der Continente und ihrer Insel-Ausläufer, was ENGLER veranlasst hatte, in den australen Florenreichen insgesammt ein gemeinsames

Florenelement, das alt-oceanische genannt, als zur verschiedenartigen Ausbildung gelangt anzunehmen.

5. Südafrikanisches Florenreich. — Es ist dies von allen Florenreichen überhaupt das kleinste; und wenn man seinen in Erstaunen setzenden Reichthum an endemischen Arten, Gattungen, Tribus und selbst Ordnungen mit seiner geringen Flächenausdehnung zusammenhält, so darf man behaupten, dass in diesem Florenreich der verhältnissmässig grösste Formenentwicklungs-Reichthum zum Ausdruck gelangt sei, dass es auch hier im Durchschnitt die kleinsten Areale gäbe. Die Nordgrenze des Florenreichs fällt etwa an den Unterlauf des Oranje-Flusses, der nur in seinem Oberlauf auf den Hochplateaus von einer so entschieden australen Flora (welche sich auf den Höhen neben der Natal-Küste hinzieht) überbrückt wird, dass man dort das Florenreich in das südliche tropische Afrika hinein sich erstreckend ansehen muss, während dessen fernste Ausläufer mit sehr zerstreuten Wanderungslinien über die äquatorialen Gebirge Afrika's bis Abessinien, und in einigen ganz isolirten Vorkommnissen noch weiter nördlich sich erstrecken. Aber diese Ausläufer sind ganz verschwindend an Fläche und scheinen nur wenige Arten, keine Genossenschaften, ausgebreitet zu haben. Von Charakterordnungen sind hier, abgesehen von den schon kurz zuvor als allgemein austral genannten, noch folgende anzuführen oder mit zusätzlichen Bemerkungen zu wiederholen: Die Coronarien haben in einer Fülle von Irideen, Amaryllideen und Liliaceen für einen reichen Blüthenschmuck gesorgt; von Orchideen sind zahlreiche terrestrische Arten vorhanden; neben den nie fehlenden Gräsern und Cyperaceen sind die Juncaceen und Restiaceen hervorragend an Artenreichthum. Unter den Labiatifloren zeichnen sich die Selagineen als eine fast ganz endemische Ordnung aus; die Asclepiadeen sind sehr häufig, die Asteraceen in theilweise hoch strauchigen Repräsentanten, auch viele Campanulaceen. Die Ericaceen bilden einen oft genannten Charakterzug des Caplandes mit einer sich in wenigen Sippen höheren Ranges bewegenden Artenfülle. Die Rosaceen sind neben Phaseolaceen, weniger den Mimosaceen *(Acacia)* häufig; die Bruniaceen bilden eine kleine hier endemische Ordnung, ebenso die Penaeaceen (Ordnung 54 und 88 der systematischen Aufzählung.) Die berühmten Proteaceen sind im Caplande hauptsächlich mit den endemischen Gattungen *Protea* und *Leucadendron* vertreten, von denen die letztere Gattung einen physiognomischen Charaktertypus des Landes in *L. argenteum* darstellt. Die Mesembryaceen sind ebenfalls fast ganz auf dies Florenreich beschränkt und setzen sich aus hunderten von Arten der Gattung *Mesembryanthemum* selbst zusammen, die eine von den wenigen gut wanderfähigen Gattungen des Florenreichs darstellt und daher auch noch in grösserer Menge in die Kalahari hinein übergesiedelt ist. Die Geraniaceen sind durch die enorme Entwicklung der Gattung *Pelargonium* ausgezeichnet; ebenso ist *Oxalis* in reicher Artenfülle vorhanden. Die Polygaleen bilden häufige Sträucher. Von den Rutaceen ist die Tribus der Diosmeen in diesem Florenreich mit der Hauptmasse aller ihrer Gattungen und Arten vertreten, andere Tribus fehlen. Von den Anacardiaceen hat die grosse Gattung *Rhus* eine Artenfülle entwickelt. Die Cruciferen glänzen durch fast nur eine grosse endemische Gattung: *Heliophila*. Die Cupuliferen fehlen.

Die Hauptmasse der bunten, von so sehr vielen charakteristischen Sippen höheren Ranges zusammengebrachten Flora steckt auf engem Raume im 1. Gebiet: südwestliches Kapland, welches schon durch die hinter dem Küstengebirge folgende Karroowüste im Norden und durch den Gauritz-Fluss im Osten begrenzt wird; in ihm sind Gebüsche häufig, doch fehlen Wälder. Diese zeichnen das 2. Gebiet: südöstliches Kapland, aus, welches den weiteren Küstenstrich bis zur Berührung mit der von Natal an der Küste entlang ausgedehnten tropischen Flora einnimmt. Die inneren Flächen, meist ohne Ericaceen und Proteaceen, enthalten noch viel *Mesembryanthemum*, *Crassula*, *Aloë*-Arten und andere dem trockneren Klima angepasste Formen, welche allmählich zur Kalahari-Wüste überführen; sie bilden das 3. Gebiet: inneres Capland. Als Anhang gilt die Insel St. Helena.

6. Australasisches Florenreich. — Südlich von der oben angegebenen Grenze des tropisch-indischen Florenreichs im nördlichen Australien breitet sich dieses Florenreich durch den ganzen grossen, in seinem Innern stellenweise wüsten, sonst aber mit Salzkräutern, Steppengräsern und undurchdringlichen Gebüschen bedeckten Continent aus und schliesst Tasmanien an seiner Südspitze mit ein. Die Mischung mit tropischen Elementen, welche in Süd-Afrika durch die zwischenliegenden Wüsten und Hochplateaus vermittelt wurde, auf denen sowohl tropische als australe Sippen Platz greifen konnten, findet hier in einer ähnlichen Weise in den Steppen und Wüsten des Innern statt, die nach Norden zu allmählich in tropische Savannen übergehen. In diesem sind gewisse Arten des australen Elements (z. B. *Eucalyptus*, *Xanthorrhoea)* ebenso ansässig geworden, wie Arten des tropischen Florenelements im Schoosse der australen Flora, was oben schon von einigen weit nach Süden hinabreichenden Palmen erwähnt wurde.

Der Reichthum an eigenthümlichen Sippen, von den Arten bis zu einzelnen Ordnungen hinauf, ist auf grösserem Flächenraum dem in Süd-Afrika entwickelten ungefähr gleich und findet sich, gerade im Vergleich mit dem letzteren Florenreich, so oft in repräsentativer Ordnungsform.

Hier sind von den Monokotylen die Haemodoraceen als endemische Ordnung mit Restiaceen, Eriocauleen und Xyrideen entwickelt neben den Gräsern und Cyperaceen; die Centrolepideen sind in geringer Zahl dennoch charakteristisch; von den Juncoideen sind die Kingien, Xanthorrhoeen und Xerotideen als physiognomisch höchst interessante Tribus hier endemisch. Strauchige Asteraceen, Rubiaceen, dann die endemischen Stylidiaceen und Goodeniaceen, die oft erwähnten Epacrideen (repräsentativ für die hier schwach vertretenen Ericaceen), dann Myoporeen (repräsentativ für die hier fehlenden Selagineen), strauchige Labiaten (Salviaceen) aus der Tribus der Westringien sind die am meisten hervorzuhebenden gamopetalen Dikotylen, denen sich von den choripetalen anschliessen: Myrtaceen in einer die Wälder und Gebüsche des Landes mit besonderem Charakter versehenden Fülle, darunter die kapselfrüchtigen in einer auf Australien beschränkten Tribus: *Chamaelaucieae* mit 12 Gattungen, auch die Leptospermen mit $\frac{2}{3}$ in Australien streng endemischen und den übrigen nur wenig weit verbreiteten Gattungen, in dieser letzteren Tribus die für Australien hervorragendste Gattung *Eucalyptus* mit ca. 150 endemischen Arten; dann die Phaseolaceen in wiederum anderen Sippen als im Kaplande, besonders ausgezeichnet aber die Mimosaceen durch die Gattung *Acacia* mit ca. 300 endemischen Arten, von denen der Hauptbestandtheil einer eigenen, nur wenig über Australien hinaus verbreiteten Section: *Acaciae phyllodineae*, angehört. Neben den schon oft erwähnten Proteaceen mit ihren Hauptgattungen: *Banksia*, *Hakea*, *Grevillea*, *Dryandra*, treten hier die Thymelaeen mit der grossen Gattung *Pimelea* auf. Die Sterculiaceen sind in australen Sippen hier entwickelt, ebenso die Dilleniaceen; die Stackhousiaceen und Tremandreen sind hier endemisch, die Pittosporeen erreichen in Australien ihre stärkste Entwicklung. Die Rutaceen haben gegenüber den afrikanischen Diosmeen als endemische Tribus die Boronieen aufzuweisen. Von apetalen Dikotylen bilden dann noch die Casuarinen eine auf Australien als auf ihr Ursprungsland weisende Ordnung; die Cupuliferen *(Fagus)* sind in einigen Arten im südöstlichen Berglande des Florenreichs. Von den Cupressaceen, Tribus Actinostrobeen, ist *Callitris* eine weit verbreitete Gattung.

Auch hier ist wiederum der grosse Reichthum der Flora nicht gleichmässig durch das ganze Land zerstreut, sondern während die weiten wüsten Strecken und das Gras- und Buschland des Inneren eine ziemlich eintönige Vegetation aus stetig wiederkehrenden Gattungen und einigen sehr weit verbreiteten Arten besitzen, häuft sich an drei Ecken des Landes: im Südwesten, in der südlichen Mitte (in den Gegenden am Spencer Golf), und im Südosten von Tasmanien bis Neu-Süd-Wales ein um so grösserer Reichthum an Gattungen und Arten. Da Tasmanien eine sehr grosse Anzahl endemischer Arten für sich allein hat, so ist damit und durch die abweichende Verschiedenheit des Florencharakters in den genannten Ecken überhaupt die Eintheilung in 4 Floren-Gebiete vorgeschrieben, nämlich: 1. West-Australien, 2. Süd-Australien, 3. Ost-Australien und 4. Tasmanien. Die mannigfaltigste Flora von diesen vier Gebieten besitzt unzweifelhaft West-Australien mit ca. 3300 Arten, von denen 80% (!) endemisch sind; es ist dies der stärkste, in irgend einem continentalen Gebiete beobachtete Endemismus; in Ost-Australien ist die Artenzahl nach Abzug der tropisch-indischen Elemente vielleicht die gleiche, und der Endemismus mag 40% betragen; Süd-Australien hat ca. 1300 Arten mit 17% an Endemismen, Tasmanien nur wenig mehr als 1000 mit 15%. — Die drei Gebiete des Continents treffen im Innern ohne irgend welche scharf ausgesprochenen Grenzen auf einander. Wie es scheint, sind sie ursprünglich als Inselgebiete einer eigenen Entwicklung überlassen gewesen und haben, als das sie trennende Meer sich hob und das wasserarme Innere des Continents entstand, das letztere mit einigen wenigen dazu gut geeigneten Sippen allseitig bevölkert.

7. Andines Florenreich. — Dieses Florenreich nimmt die inneren Hochplateaus der Andenkette im südlichen Amerika von Bogota an und deren Westabhang gegen den pacifischen Ocean hin ein und erstreckt sich dann, mit der oben genannten Grenzlinie an die amerikanische Tropenflora stossend, durch Chile und Argentinien bis etwa zum 41° s. Br.; hier wird es seinerseits vom antarktischen Florenreich ohne deutliche Grenze allmählich abgelöst, und dieses erstreckt sich mit seinen eigenen Charakterformen auf einzelnen Piks der Anden immer höher steigend und seltener werdend bis nach Bolivien hinein, nimmt also dem andinen Florenreich gerade so eine Bergland-Zunge, wie dieses sie dem neotropischen Florenreich nimmt.

An charakteristischen Ordnungen und Sippen niederen Grades ist dieses australe Reich sehr viel ärmer als die beiden vorigen; dafür wird seine Mannigfaltigkeit dadurch erhöht, dass die als »amerikanisch« bezeichneten Sippen (wie Cacteen), welche von Texas und Arizona bis Valdivien durchlaufen, auch hier Gelegenheit zu stellenweise reicher Entwicklung gefunden haben. Es steht dadurch das andine Florenreich in innigerer Verwandtschaft mit der Tropenflora, als die beiden vorigen australen Reiche; und es besteht ausserdem jedenfalls eine innigere Beziehung zwischen ihm und dem durch einen nicht allzubreiten Tropenstrich getrennten subtropisch-borealen Mexiko, als zwischen dem Caplande und den Mittelmeerländern einerseits und zwischen dem extratropischen

Australien und dem subtropisch-borealen Ost-Asien andererseits, obgleich ja bei der Wichtigkeit der continentalen Absonderungen alle diese Beziehungen eine gewisse fühlbare Stärke haben.

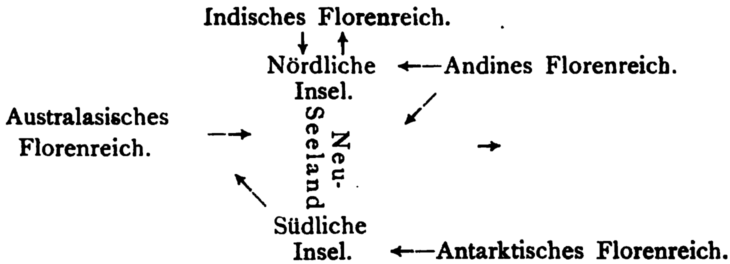
Von monokotylen Ordnungen bemerkenswerthen Charakters finden sich die Restiaceen auch hier, sonst die bekannten in neuen Charaktergattungen. Die Dikotylen haben einen erstaunlichen Reichthum an strauchigen oder krautartigen, vielfach auf der Höhe der Anden in die sonderbarsten Gestalten gekleideten Asteraceen entwickelt, daneben Calycereen, Plumbagineen; neben Convolvulaceen, Hydrophylleen und Boragineen auch die Nolaneen, sehr viel Solanaceen, viele Scrophulariaceen, Plantagineen. Von Choripetalen: zahlreiche Escallonien von den Saxifragaceen, viele Ribesiaceen; von den Rosaceen die Quillajeen-Tribus, alle Leguminosen-Ordnungen. Die Proteaceen sind schwach an beschränkten Theilen des grossen Florenreiches entwickelt, ohne den Reichthum des Caplandes und Australiens auch nur annähernd zu erreichen. Die Caryophyllen sind zahlreicher, charakteristisch die endemische Ordnung der Tropaeolaceen und die Tribus der Geraniaceen: Vivianieen; ferner zahlreiche Oxalideen, Rhamneen, Celastraceen, Ilicineen, Berberideen und Lardizabalaceen. Die Cupuliferen sind entwickelt, der Reichthum an Coniferen ist grösser als in den beiden vorigen Florenreichen.

Als Gebiete ergeben sich hier: 1. Die tropischen Anden selbst, als breites Innenplateau mit schmaler Zunge nordwärts verlaufend, dazu der pacifische Küstenstrich zwischen 4° und 20° s. Br.; 2. das chilenische Gebiet, als südlicher Küstenstrich von 20° s. Br. bis 41° s. Br., und 3. das argentinische Gebiet mit der atlantischen Seite des Florenreiches. Dazu kommen zwei besondere Inselgebiete im Anschluss an die vorigen: die Gallapagos-Inseln und Juan Fernandez; auf letzterer Insel ist aber unzweifelhaft auch das neotropische Florenelement stark entwickelt.

8. Neu-Seeland. — Unter den australen Ländern und Inseln nimmt Neu-Seeland eine eigenthümliche Stellung ein. Es schliesst sich trotz der geographischen Lage bei Australien nicht etwa an dieses Land an, sondern trotz mancher auf dem Wege directer Einwanderung entstandener Gemeinsamkeiten in vielen Stücken vielmehr an das andine Florenreich, speciell an Gattungen der chilenischen Anden. Aber auch diese Gemeinsamkeit ist nicht gross genug, um Neu-Seeland dort anschliessen zu können; denn gleichzeitig werden seine beiden Inseln noch von den Elementen zweier anderer Florenreiche bevölkert, die nördliche Insel hauptsächlich vom tropisch-indischen, die südliche vom antarktischen Florenelement. So hat Neu-Seeland keine Ordnung oder Tribus für sich allein zur Entwicklung gebracht, wie die übrigen australen Florenreiche unter gleicher Breite, und auch nur eine kleinere Zahl von Gattungen, nämlich 18 nach ENGLER's[1]) ausführlicher Pflanzenliste. Dabei herrscht aber in den Arten ein sehr starker Endemismus, so dass in sofern der Eindruck eines gut entwickelten australen Gebietes entstehen würde, wenn nicht ein fester Anschluss nöthig wäre. Die Anschlüsse sind hier nochmals versinnbildlicht:

---

[1]) Versuch e. Entw. d. Pflanzenwelt, Bd. II, Kap. 3.



Wenn also aus Neu-Seeland ein eigenes Florenreich gebildet wird, so geschieht es hauptsächlich wegen seiner eigenthümlichen Mittelstellung mit einer aus dieser hervorgegangenen Flora beschränkter Art-Areale. —

9. Antarktisches Florenreich. — Südlich aller eben betrachteten australen Florenreiche, welche jedes für sich (Neu-Seeland ausgeschlossen) so sehr viel Eigenthümliches in Sippen höheren Ranges mit oft zu eigenen Ordnungen hinneigenden Entwicklungen zeigen, hört diese Abgeschlossenheit auf und es beginnt ein grösserer Austausch der Continente, — wie schon mehrmals hervorgehoben. Im hohen Norden ist ein einziges Gebiet (das arktische) der Ausdruck der höchsten circumpolaren Gemeinsamkeit; im antarktischen Süden entspricht diesem ein gemeinsames Florenreich, welches, wie das arktische Gebiet seine Wanderlinien tief in die südlich sich anschliessenden Gebiete erstreckt hat, so auch mit repräsentativen Arten in die südlichen Bergländer der subtropischen australen Florenreiche tief eingreift. Es gehört also zu seinem Areal die Südspitze Amerika's etwa südlich vom 41° s. Br. und ein Theil der nördlich davon liegenden Andenkette, die Maluinen-Inseln, Süd-Shetland, Neu-Süd-Georgien, Tristan d'Acunha, St. Paul und Amsterdam, Kerguelen- und Prinz Edward-Insel, Crozet-J., Macdonald- und Emerald-Insel, und ausserdem die Ausbreitungen desselben Florenelemente in Tasmanien, den australischen Alpen, und auf den neuseeländischen Alpen. In diesen Inseln und Landstrichen treten nicht wenige charakteristische Gräser, Juncaceen, Umbellaten (Apiaceen) aus der Tribus Mulineen, die Gattung *Bolax* u. a., auf; hier breiten sich sowohl boreale als australendemische Gattungen von Ranunculaceen und Cruciferen in wenigstens auf das Florenreich beschränkten Arten aus (z. B. auf Kerguelen die endemische Crucifere *Pringlea antiscorbutica)*; von Rosaceen treten die Sanguisorbeen häufig auf *(Acaena)*, hier scheint das Entwicklungsgebiet der Gunneraceen zu sein, ebenso das der antarktischen Buchen, welche schon für das südliche Australien und Chile als charakteristisch angeführt wurden. Was Engler von seinem »altoceanischen Florenelement« angiebt, dass seine Formen über weite Meeresräume zu wandern organisirt gewesen seien, wird durch die Verbreitungsareale der in dieses antarktische Florenreich gehörenden Arten und Gattungen bestätigt, welche fast alle zerstreut sind.

Als Gebiete haben wir hier zu unterscheiden: 1. Das pacifische Patagonien als schmaler Küstenstrich bis zum jenseitigen Hange der Anden mit dem Feuerlande; 2. das atlantische Patagonien auf der Ostseite der Anden; 3. alle antarktischen Inseln; diese lagern sich auch um das südliche Afrika herum, welches sonst von der antarktischen Invasion sich am meisten frei gehalten hat.

3. Die borealen Florenreiche.

Die weiten, nördlich der angegebenen Tropengrenzen sich ausdehnenden Landflächen aller drei Continentalmassen schliessen, nach Abzug der Uebergangsgebiete, zu Florenreichen mit einem neuen und systematisch gut abgesonderten Vegetationscharakter zusammen, der seine allgemeinsten Grundzüge von Persien und Arizona an bis zum Nordpol beibehält, wiewohl die biologischen Charaktere eine mächtige Verschiedenheit aufweisen, und auch systematisch eine Theilung in 5 Florenreiche zur Nothwendigkeit wird. In diesen Reichen bestehen die Wälder, wo das Klima überhaupt solche zulässt, in erster Linie aus *Coniferen* von den Gattungen *Pinus*, *Abies*, *Larix* und ihren Verwandten, aus den verschiedenen *Cupuliferen* und *Julifloren* (mit Ausschluss der Ordn. 191 und 195 auf pag. 346), *Ulmen*, *Ahorn-*, *Linden-* und *Eschen*-Arten, auch *Amygdalaceen*; Halbsträucher aus der *Ericaceen*-Ordnung sind vom Norden bis zu den Südgrenzen artenreich verbreitet, die grösste Mannigfaltigkeit aber erreichen Ordnungen mit vorzugsweise entwickeltem Krautcharakter: *Primulaceen*, *Plumbagineen*, *Apiaceen* (Umbelliferen), *Saxifrageen*, *Rosaceen*, *Dianthaceen*, *Cruciferen* und *Ranunculaceen*; dazu wie überall *Gräser*, *Cyperaceen*, *Juncaceen*, *Liliaceen*; *Compositen*, *Labiaten* und *Personaten*; *Leguminosen*, *Salsolaceen* in den für sie geeigneten Gebieten, *Polygoneen*, und noch viele Ordnungen von geringerer Mannigfaltigkeit der Gattungen und Arten.

Es ist nicht nöthig, noch genauer auf die im Ordnungssystem der Blüthenpflanzen liegenden Charaktere der borealen Florenreiche einzugehen, da wir gerade mit dieser Flora durch stete Anschauung am meisten vertraut sind; das Ordnungssystem einer guten Flora von Mittel-Europa gilt auch in der Hauptsache zugleich für Asien nördlich vom Himalaya und für die Vereinigten Staaten Amerika's. Natürlich wird es für die um den nördlichen Polarkreis herum liegenden Länder ärmer, nahe den südlichen Grenzen der Florenreiche dieser borealen Gruppe erheblich reicher. Es treten in ihnen auch einige besondere Ordnungen auf, besonders die *Platanen*, *Juglandeen*, auch *Elaeagneen* und *Tamariscineen*, welche ein fast ausschliessliches Merkzeichen für die boreal-subtropischen Florenreiche, von den Mittelmeerländern an bis China-Japan und Virginien, darstellen. Dazu finden sich tropisch - australe Ordnungen in einigen neuen Vertretern, welche als jüngste Umwandlungen aus dem ältesten tropischen Florenstamm in diesen Ländern gelten können, wie z. B. einige Palmen, Myrtaceen und Lauraceen; aber so interessant ihr Auftreten auch für diese Florenreiche ist, so wenig bestimmen sie deren allgemeinen Charakter durch Artenfülle oder ausschliessliche Herrschaft in einzelnen Vegetationsformationen.

Die Einheit des allgemeinen, wenn auch vielfach umgemodelten und zu Besonderheiten umgewandelten Charakters lässt sich in der Entwickelungsgeschichte der nördlichen Erdhälfte auf zwei Hauptumwälzungen zurückführen, welche die alte Tropenflora auf ihre heutigen Grenzen beschränkt haben: Im älteren und mittleren Tertiär hat sich vom Norden her, vielleicht aus den Beringsmeerländern heraus oder von mehreren hochnordischen Plätzen gleichzeitig ausgehend, ein gemeinsamer älterer Kern dieser Flora südwärts verbreitet und wahrscheinlich die Länder der ganzen borealen Florenreichsgruppe erfüllt. Es musste dieses Haupt-Florenelement beim Vordringen in die südlicheren Länder, von denen aus ein erneuter ungehinderter Austausch nicht stattfinden konnte, sich nach Continenten und, sofern dieselben durch Scheidelinien im Innern sich nach westlichen und östlichen Hälften gliederten, auch nach kleineren Ländercomplexen allmählich gliedern und dadurch den Grund zu der späteren Herausbildung eigener Florenreiche legen. Wir bezeichnen dieses Florenelement mit ENGLER als »arkto-tertiär.«

In den fossilen Resten zeigt sich dieses arkto-tertiäre Element schon ebenfalls nach klimatischen Zonen gegliedert: die Forschungen NORDENSKIÖLD's und HEER's haben dargethan,[1] dass sich innerhalb der tertiären arktischen Zone bereits zwei Gürtel unterscheiden lassen, von denen der äussere bis 75° nördl. Breite gehende viele mit der Tropenflora noch deutlicher verwandte Sippen enthielt, der innere von 75—80° nördl. Br. reichende dagegen eine eigentlich »boreale« Flora im strengen Sinne. Die Sippen jenes südlicheren Nordpolargürtels kennen wir ausserdem besonders aus 3 Stellen: fossil im Miocen des mittleren Europa's, und noch jetzt lebend in dem virginischen Florengebiet des mittleren Nord-Amerika's (d. h. also in den mittleren und südlichen Staaten der atlantischen Abdachung), und ausserdem in Ost-Asien (von China und Japan bis in die südlichen Amurlandschaften sich in einzelnen Sippen hereinerstreckend). Dagegen hat man allen Grund, in den Sippen jenes nördlicheren Nordpolargürtels die Verwandten oder besser wohl Stammsippen der jetzt im nordischen Florenreich vorherrschenden und von da tief in die boreal-subtropischen Florenreiche hinein verbreiteten Pflanzengattungen und Arten anzusehen.

Nachdem nun zur Zeit des älteren Tertiärs in den heutigen Gebieten der borealen Floren die arkto-tertiäre Flora sich ausgebreitet und die eigentliche Tropenflora auf die südlich anstossenden Länder zurückgedrängt, resp. sich mit ihr unter Herausbildung neuer und eigenartiger Sippen (die jetzt in den boreal-subtropischen Florenreichen Endemismen bilden) vermischt hatte, folgte dann das jüngere Tertiär und die Eiszeit mit ihrem zweiten Hauptstoss. Die Pflanzen des nördlichen Polargürtels breiteten sich südlich aus, und aus ihm heraus entwickelten sich neue Sippen, zumal die Stauden jener schon in anderen Formen vorhandenen Ordnungen, welche jetzt die arktische Vegetation fast allein ausmachen, welche damals ihre älteren Stammesverwandten aus den kälteren Klimaten des arkto-tertiären Florenreiches verdrängt und deren Verbindung nach Norden hin abgeschnitten haben, so dass, nachdem durch anderweite geologische und klimatische Umbildungen die Wüstenflächen Central-Asiens sich als Sperre zwischen den Osten und Westen der Alten Welt eingeschoben hatten, die Mittelmeerländer mit dem Orient, China und Japan, endlich Nord-Amerika in mittleren Breiten, von einander isolirt waren und als Einzelstücke der zersprengten arkto-tertiären Flora sich in Gestalt einzelner selbständiger Florenreiche weiter entwickelten, während die nördlichen Gebiete in Europa, Asien und Amerika von den jung-tertiären Genossenschaften mit ihrer letzten Arealveränderung während und nach der Eiszeit besetzt wurden. Dadurch waren diese letztgenannten Länder zu einem einheitlichen Florenreich, dem »nordischen«, umgeprägt, in welchem gar keine tropischen Vertreter mehr enthalten sind. Diese fehlen auch in dem mittel-asiatischen Florenreich aus ähnlichen, aber doch wiederum verschiedenen klimatischen Entwicklungsursachen; Mittel-Asien aber ist so sehr ein Umbildungsgebiet der Länder des Orients, dass seine Trennung von diesen nur sehr schwierig in der Praxis durchführbar ist.

Zahlreiche geologische Thatsachen und noch viel mehr gerade für diese im weiten Umfang genannten Länder aufgefundene pflanzengeographische Thatsachen erläutern die hier nur kurz skizzirte Entwicklung, welcher der erste Band des oft genannten Werkes von ENGLER in seinen leitenden Gedanken gewidmet ist. Die Flora muss schon seit der jüngeren Kreide diesen Anlauf genommen haben, da Lesquereux die wesentlichsten Sippen der gegenwärtigen boreal-subtropischen Bäume in den nordamerikanischen Kreide- und dann in erhöhtem Maasse in den älteren Tertiärschichten gefunden hat[1]; auch die europäische Miocenflora stimmt, wie eben hervorgehoben, mit jener und mit der gegenwärtig im mittleren Nord-Amerika herrschenden Flora viel inniger überein, als mit der jetzt im mittleren Europa herrschenden Vegetation, was seit lange zu der Vermuthung geführt hat, dass in Mittel-Europa die durch die Eiszeit bis südlich der Pyrenäen- und Alpenkette zurückgedrängten arkto-tertiären Vertreter auch im milderen postglacialen Klima keine sie zurückführenden Wanderungslinien gefunden haben, während sie in Nord-Amerika in den zwischen den Gebirgen breit vom Süden nach Norden geöffneten Thalzügen haben zurückkehren können. In China und Japan besteht ein inniges Gemisch der arkto-tertiären und der jugendlicheren boreal-quaternären Flora, welche letztere die nördlichen Inseln Japans und die Gebirgszüge der südlicher gelegenen einnimmt; die arkto-tertiären Vertreter zeigen aber die grösste Verwandtschaft unter allen anderen jetzt lebenden Floren mit den im östlichen Theile des mittleren Nord-Amerika's lebenden, eine sehr viel geringere mit den an der amerikanischen Westküste (in Kalifornien, Oregon etc.) lebenden Sippen von derselben Entwicklungsstufe. Es ist daher an den Ostküsten beider Continentalmassen der alte floristische Miocencharakter am besten erhalten geblieben und in neuen Repräsentativ-Sippen ausgeprägt. Andererseits geht von Japan durch China hindurch ein starker verwandtschaftlicher Zug zum Himalaya, in dessen Mitte in der Region, welche nicht tropisch und nicht arktisch-hochalpin ist, die besonderen Vertreter Ost-Asiens und des Orients zusammenstossen und dadurch Ost-Asien mit den Mittelmeerländern verbinden. So sind einzelne Arten in Nord-Amerika, Japan und im östlichen Himalaya gemeinsam verbreitet, wenige andere Arten vom arkto-tertiären Typus aber — darunter die edle Kastanie — sind auch im atlantischen Nord-Amerika und in den Mittelmeerländern gemeinsam zu Hause, ohne dass eine directe Wanderung über den Atlantischen Ocean hinweg innerhalb der jüngsten Florenentwicklung irgendwie annehmbar wäre. Ueberdies treten solche gemeinsame Arten mit disjunctem Areal in der Regel in repräsentativen Varietäten auf. Die Zahl der repräsentativen Arten (z. B. bei *Liquidambar*, *Platanus*, *Juglans*) und besonders Gattungen ist in den drei subtropischen Florenreichen, welche allein zur Weiterentwickelung des arkto-tertiären Florenelementes geeignet waren, natürlich eine sehr viel grössere, als die der gemeinsamen. —

---

[1] Vergl. PENCK's Schilderung in den Verhandl. d. 5. deutschen Geographentages; Berlin 1885. Referat in Geograph. Mittheilungen, Gotha 1885, Literaturber. No. 4.

Die boreal-subtropischen Länder sowohl als die boreal-arktischen sind hinsichtlich ihrer Scheidungen nach Florenreichen das lehrreichste Beispiel dafür, wie das Klima in seiner den geologischen Umformungen der Erdrinde und kosmischen Ursachen folgenden Differenzirung seit dem Miocen an der Trennung eines grossen Ländercomplexes mit wahrscheinlich einstens gleichmässiger Flora in einzelne Umbildungscentren gearbeitet hat und Grenzen aufbaute, welche in manchen Ländern recht scharf ausgeprägt, in anderen dagegen ziemlich verschwommen sind; ob das eine oder andere der Fall ist, hängt von der orographischen Beschaffenheit ab.

10. Mediterran-orientalisches Florenreich. — In der Alten Welt wird der westliche Theil des boreal-subtropischen Ländercomplexes mit seiner alten arkto-tertiären Flora von diesem Florenreich in einem breiten Zuge eingenommen,

---

[1] Vergl. die speciellen Literaturnachweise in Dyer's Lecture on Plant Distribution, a. a. O. pag. 13.

der mit den atlantischen Inseln im Westen beginnt, mit den Bergwäldern des westlichen Himalaya in seiner gemässigt-warmen Zone in Nepal endet und dort, in einer allmählichen Mischung, in die mit dem ostasiatischen Florenreich zusammenhängenden Bergwälder des östlichen Himalaya übergeht. Diese Länderausdehnung von West zu Ost, die sich in der Breite hauptsächlich zwischen 30° und 40° n. Br. bewegt, ist eine so bedeutende, dabei der Charakter dieses Florenreichs ein so reicher an den verschiedensten von West nach Ost sich ablösenden Gattungen und Arten (welche letztern oft auf enge Areale beschränkt sind), dass die Flora der Canaren und die der Bergwälder im westlichen Himalaya nur noch wenig auffällige Gemeinsamkeiten bieten, dass die Eichenwälder Spaniens und des Himalayas aus ganz anderen Arten bestehen, dass überhaupt die Zerlegung dieses Florenreiches in einzelne von West nach Ost aufeinander folgende Gebiete mit sehr starken systematischen Charakteren eine zwingende Nothwendigkeit wird. Seine Westgrenzen liegen im Atlantischen Ocean; seine Nordgrenzen werden in ziemlich natürlicher Weise durch eine fortgesetzte Kette von Gebirgssystemen gebildet, welche die Pyrenäen, die Alpen, die Gebirge der Balkanhalbinsel südlich des 43° und 42° n. Br., und den Kaukasus als Grenzwälle gegen das nordische Florenreich haben, während die vom Südrande des Caspischen Meeres durch Turan zum Pamir-Plateau laufenden Gebirgsketten und der Kamm des Himalaya eine weniger natürliche Grenze gegen das centralasiatische Florenreich bilden; die Ostgrenze bildet die schmale Berührungsfläche mit den Wäldern des östlichen Himalaya und hernach die indische Wüste; die Südgrenze kann nur in einer höchst schematischen Weise durch eine Arabien und die Sahara theilende, um den nördlichen Wendekreis hin- und herbiegende Linie gebildet werden, welche als Symbol für die sich hier begegnenden boreal-subtropischen Formen, die Tamarisken, Traganthsträucher, Pistacien, Umbellaten und Cruciferen dieses Florenreichs, mit den tropisch-afrikanischen Acacien, Salvadoren, hochstämmigen Palmen gilt.

Eine üppig ausgeprägte mediterrane Flora findet sich in Nord-Afrika nur nahe der Mittelmeerküste selbst, eine richtige tropisch-afrikanische Flora erst wieder im südlichen Arabien und — von einzelnen Oasen abgesehen — ebenso am Südrande der Sahara; die zwischenliegenden weiten, vielfach wüsten Länderstrecken stellen durch die sie besiedelnden xerophilen Vegetationsformen ohne blätterreichen Baum- und Strauchwuchs eine biologisch-physiognomische Einheit dar: aber dieselbe hängt floristisch, d. h. in der systematischen Verwandtschaft der sie bildenden Arten, theils mit dem mediterran-orientalischen, theils mit dem tropisch-afrikanischen Florenreich zusammen, welche beide die Wüstenbevölkerung gebildet haben.

Der systematische Charakter des ganzen Florenreichs der Mittelmeerländer und des Orients enthält von eigenen, der noch älteren Tropenflora entstammenden Sippen nicht sehr viele. Von Palmen sind es einige Gattungen der Sabaleen, ein *Chamaerops* und seine Verwandten in Afghanistan und dem westlichen Himalaya, ausserdem wohl auch sicher *Phoenix dactylifera*. Ueber die Heimat der Dattel sind allerdings verschiedene Ansichten laut geworden, aber bei den zahlreichen Funden fossiler Dattelblätter im Tertiär Süd-Europa's und bei der Hinzurechnung des nördlichen Arabiens zu diesem 10. Florenreich darf man die Dattel als Art doch wohl mit dem grösseren Rechte als hier entstanden betrachten, obwohl die Gattung im übrigen tropisch-afrikanisch und indisch ist. Von Lauraceen und Myrtaceen sind nur zwei oder eine Art der namengebenden Gattungen hier entwickelt, diese aber weit verbreitet. Die baumartigen Leguminosen sind höchst spärlich vorhanden (*Acacia Julibrissin, Gleditschia caspia* im Orient.) Von den nicht tropischen Ordnungen sind die Resedaceen, Cistaceen und Dipsaceen solche, die in diesem Florenreich mit bemerkenswerther Reichhaltigkeit zwischen den oben genannten vielen gemeinsamen Ordnungen der ganzen borealen Länder auftreten.

Nachdem 1. die nördliche Sahara mit dem nördlichen Arabien als ein dieses Florenreich zu dem tropischen Afrika überführendes Gebiet abgetrennt wurde, bleiben 3 oder 5 (je nach weiterer oder engerer Umgrenzung) von Westen nach Osten auf einander folgende Gebiete nördlich von diesem ersten übrig. Will man die geringste Zahl unterscheiden, so müssen die Canaren und Azoren unter dem Namen 2. Makronesien als westlichstes Gebiet abgetrennt werden, worauf die um das Mittelmeerbecken von Spanien bis Kleinasien liegenden Länder als neues Gebiet: 3. »atlantisch-mediterrane Küstenländer« folgen, und endlich das innere Kleinasien mit Persien und den bis zum westlichen Himalaya sich anschliessenden Ländern des Orients als letztes Gebiet: 4. »Südwest-Asien« den Schluss macht. Man kann aber auch mit anderen Autoren, unter ihnen in neuerer Zeit besonders WILLKOMM, von dem dritten Gebiet das nordwestliche Afrika, also Marokko nebst Algier und Tunis bis zum Atlasgebirge, und ausserdem das südlichste Spanien und Portugal unter dem Namen »Atlantisches Gebiet« abtrennen, weil in ihm eine ziemlich gleichmässige und von den übrigen Mittelmeerländern abgesonderte Verbreitungsweise von Charaktersippen stattgefunden hat. Ebenso würde noch im äussersten Osten des Florenreichs der westliche Himalaya mit den sich ihm zunächst anschliessenden Gebirgszügen Afghanistans zur Bildung eines sechsten Gebietes berechtigt sein. — Damit sind aber nur die allseitig strahlenden Gebiete stärkster Entfaltung eigener Arten umgrenzt, denn viele kleine Inseln, Bergketten oder Hochplateaus sind geradezu berühmt durch eine grössere Zahl auf sie beschränkter Arten, so dass dies Florenreich eine grosse Menge von kleinen Arealen aufzuweisen hat und seine Gebiete in eine Mehrzahl reicher Bezirke zerfallen.

11. Innerasiatisches Florenreich. — Eng angeschlossen an das vorige und am innigsten demselben verwandt ist dieses Florenreich das einzige, welches nirgends ein Weltmeergebiet berührt. Fast ganz allein nimmt es jene grosse, vom Kaspi-, Aral- und Balchasch-See bis zu den Grenzgebirgen gegen die Japanische See ausgedehnte regenarme Binnenlandmasse ein, welche in gleicher unterbrechungsloser Fläche auf der Erde nicht wiederkehrt und nur von den Binnengebieten Nord-Afrika's und Arabiens zusammen genommen wieder erreicht wird.[1]) Durch seine klimatischen Eigenschaften, durch seinen geographischen Charakter, steht es mit den eben genannten afrikanisch-arabischen Ländergebieten und allen kleineren Steppenländern des Mittelmeeres und Orients in so nahen Beziehungen, dass es schwierig ist, dieselben von einander floristisch zu scheiden in dem Rahmen, in welchem sich Florenreiche zu scheiden pflegen. Es liegt die Möglichkeit, welche bei eingehender Prüfung sich vielleicht richtig ausführen lassen könnte, vor, Inner-Asien mit Arabien und der Sahara — soweit beide letzteren nicht vom tropisch-afrikanischen Florenelement besetzt sind — zu einem einzigen Florenreich zu vereinigen und dieses dem vorigen, alsdann sehr verkleinerten mediterran-orientalischen Florenreiche gegen-

---

[1]) Vergl. die Karte in Berghaus' Physikal. Atlas 1886, II. Abtlg. No. I. (Blatt No. 16).

über zu stellen. Im oberen Quellgebiete des Euphrat und Tigris, in den kleinasiatischen, griechischen, ja sogar spanischen Steppen wären alsdann die reichen Vermischungsgebiete beider Florenreiche zu suchen, während die Wald- nnd Alpenvegetation des nordischen Florenreichs auf den Hochgebirgen zwischen beide eingedrungen ist. Rücksichten anderer Art sind einstweilen Veranlassung gewesen, die nördliche Sahara nicht zu diesem, sondern zu dem vorigen Florenreich zu bringen.

Dieses innerasiatische Florenreich, welches Waldlosigkeit zu seinem hervorragendsten Vegetationscharakter hat, zeichnet sich systematisch durch das Ueberwiegen von Salsolaceen, besonderen Gattungen der Polygoneen, durch eine unglaubliche Menge endemischer *Astragalus*-Arten mit einigen anderen strauchigen oder halbstrauchigen Phaseolaceen, durch Plumbagineen *(Acantholimon)*, durch endemische Asteraceen und Brassicaceen aus, welche nur an den Vermischungsstellen in die Nachbarflorenreiche austreten.

In der hier angenommenen Begrenzung, welche die Südwestgrenze des Florenreichs an die Südküste des Kaspi-Sees verlegt, zerfällt dasselbe in drei Gebiete: 1. Turkestan[1]), 2. Mongolei, und 3. Tibet, von denen das letztere Gebiet die höchsten centralasiatischen Plateaus zwischen Himalaya und Künlün einnimmt, während die beiden ersteren Gebiete die nordwestlich und nordöstlich angesetzten Flügel bilden.

12. Ostasiatisches Florenreich. — Dieses nimmt den Rest der borealen Subtropen in der Alten Welt ein, indem es sich von den Ostgrenzen Inner-Asiens dem Laufe seiner grossen, auf dessen Gebirgsscheiden entspringenden Flüsse folgend bis zum Stillen Ocean zwischen dem nördlichen Wendekreise und etwa 43° n. Br. ausbreitet und ausserdem die japanischen Inseln bis Sachalin im Norden mitumfasst, auf deren Gebirgen freilich die nordische Vegetation bei entsprechenden klimatischen Bedingungen sich ausgebreitet hat. Hainan und Formosa dagegen müssen in ihrer Küstenniederung zum indischen Florenreich gezogen werden, ebenso die chinesische Küste bei Canton und weiter südwärts, während die inneren Gebirgsgegenden von Yünnan und von da weiter westwärts zum östlichen Himalaya (bis zum Zusammenstoss mit den, dem orientalischen Florenreich zugerechneten Waldgebieten des westlichen Himalayas) im Süden und zu den an den Kuku-nor heranreichenden inneren Gebirgen im Norden sich ebenfalls diesem ostasiatischen Florenreich zugesellen und im Nordwesten in noch nicht gut bekannten Grenzen mit der centralasiatischen Steppenflora in Berührung und Vermischung treten.

Der systematische Charakter dieses Florenreichs zeichnet sich, abgesehen von den zahlreichen endemischen Gattungen der in allen borealen Subtropen vorherrschenden Ordnungen, durch starke Beimischungen selbstständiger Art aus Ordnungen aus, welche mehr zu der eigentlichen Tropenflora hinneigen und welche, wie oben auseinandergesetzt wurde (pag. 452), als erhalten gebliebene Reste aus der alten Miocenzeit zu betrachten sind. Denn da an Ost-Asiens Küste weder eine die alte Flora rasch und gewaltsam verdrängende plötzliche Umwälzung stattgehabt zu haben scheint, noch von West nach Ost laufende Gebirgsriegel eine starke Scheidung borealer und tropischer Sippen bewirken können, so folgen die Vegetationslinien der letzteren ziemlich dicht gedrängt vom nördlichen Wendekreise bis zum 40° n. Br. aufeinander, ohne den auf **selbstständigen** Gattungen beruhenden Florencharakter von China und Japan zu **unterbrechen**. Unter den Ordnungen, welche durch alte und selbstständige Sippen arkto-tertiären Charakters (so weit wir denselben beurtheilen **können**), glänzen, sind von Monokotylen eigentlich nur wenige Palmen (**immerhin mehr** als im mediterran-orientalischen Florenreich) aus der Tribus **Sabaleen** zu **nennen**, vielleicht auch einige Araceen, Dioscoreaceen, Eriocaulaceen, wenn **diese nicht** vorgeschobene tropische Sippen sein sollten. Viel reichere Entfaltung **eigenthümlicher** Art zeigen, wie immer in den borealen Subtropen, die **Dikotylen**, **von** denen besonders zu nennen sind Loniceraceen, Oleaceen, Sapotaceen **und Styracineen**, **Ericaceen** mit Diapensiaceen, **Cornaceen** mit Araliaceen und **Hamamelideen**, **Saxifrageen** (Hydranginen, Philadelpheen!), **Rosaceen** in einigen **ihrer Unterordnungen**, dazu noch mehrere Vertreter der Myrtaceen und **Melastomaceen** als tropischer Ordnungen, baumartige Leguminosen, Terebinthinen, **Sapindaceen**, **Camelliaceen**, dann besonders von den untersten choripetalen Ordnungen **Berberideen** und Schizandreen, **Magnoliaceen**, Lardizabaleen, Menispermeen, **und unter den** monochlamydeischen Ordnungen ausser vielen Lauraceen und **Calycanthus eine** grössere Zahl Ulmaceen (Celtideen), Moraceen und **Juglandeen** aus **den nicht** zu den arktisch-borealen Sippen gehörigen Baumformen. Von den **Coniferen** kommen naturgemäss die arkto-tertiären Gattungen der wärmeren Klimate **neben** den arktisch-borealen der Gebirge vor; zu ersteren würde *Libocedrus*, *Salisburya Cryptomeria*, *Biota* u. a. zu rechnen sein. —

---

[1]) In den Florenreichen der Erde, a. a. O. pag. 55, ist Turkestan noch in zwei Gebiete: Aralo-Kaspien mit West Turkestan und Ost-Turkestan, zertheilt, was nicht genug begründet erscheint.

Nur in zwei verschiedene Gebiete mag vorläufig dieses Florenreich getheilt werden, von denen das eine: »Inneres China« sich über die Bergländer ostwärts vom innerasiatischen Florenreich erstreckt, das zweite: »Küstenländer der chinesischen und japanischen See« den breiten Strich des Hügellandes und der Niederung mit den Inseln einnimmt.

13. Florenreich vom mittleren Nord-Amerika. — Zwischen den zum nordischen Florenreich gehörigen Antheil Nord-Amerika's und dessen, mit den Küstenlandschaften Mexiko's und den Antillen beginnenden tropischen Gebieten liegt ein eigenes Florenreich vom allgemeinen Charakter der übrigen borealen Subtropen eingeschlossen, welches in gedrängterem Rahmen die Eigenschaften der drei soeben skizzirten subtropisch-borealen Florenreiche der östlichen Halbkugel wiederholt. Was sich aber dort auf den weiten Länder-Räumen mit weit entlegenen oceanischen Küsten und eingeschalteten ungeheuren Binnengebieten, zudem mit sogleich an diese Subtropen in breitester Ländermasse vom Cap Verde bis Canton angehängten südlichen Tropen, in grösster Mannigfaltigkeit hat entwickeln können und geographisch isolirt geblieben ist, musste in Nord-Amerika auf sehr viel engeren Räumen bei naher Berührung sich gemeinsam entwickeln, und so finden wir nur verschiedene, gut ausgesprochene Florengebiete an der Stelle in Nord-Amerika, wo sich in der Alten Welt fast ebensoviele Florenreiche entwickelt haben. Das Florenreich vom mittleren Nord-Amerika erfüllt den Continent ungefähr zwischen 28° und 40° nördl. Br. an der pacifischen und atlantischen Küste, während es das Innere des Continents von den mexikanischen Hochlanden unter dem nördlichen Wendekreise bis zum Saskatchawan in Canada ausfüllt; doch dringen auf den Rocky Mountains und Alleghanies die Repräsentanten des nordischen Florenreichs tief in dasselbe hinein.

Sein systematischer Charakter ist etwa so aufzufassen, dass an der atlantischen

Seite, also von Virginien bis Florida[1]) und landeinwärts etwa bis zum Mississippi, die vorhin unter Ost-Asien genannten Ordnungen vom miocenen Florencharakter als besonders auszeichnende Repräsentanten mit anderen Gattungen oder wenigstens Arten sich dem gewöhnlichen boreal-subtropischen Florencharakter beigemischt finden, naturgemäss mit vielerlei Veränderungen wie durch Hervortreten neuer baumartiger Leguminosen, auch unter Hinzutritt der Ordnung Sarraceniaceen.

In Analogie etwa mit den Ländern des Orients von Persien bis Turkestan, andererseits auch mit Tibet und der Mongolei, schaltet sich dann ein breiter Land-Gürtel westwärts vom Mississippi bis zum Westhange des Haupt-Cordillerenzuges mit der Sierra Nevada ein, dessen zumal im Süden reiche Flora vom mexikanischen Hochplateau bis zu den nördlichsten Prairien am Saskatchawan aus trocknere Klimate liebenden, strauchigen oder steppenartig wachsenden Pflanzen sich hauptsächlich zusammensetzt. Hier erreichen die Asteraceen (Trib. Heliantheen, Astereen, Inuleen u. a.) ihre grösste Fülle; während Ericaceen, Styraceen, Sapotaceen und ähnliche Ordnungen des Ostens zurücktreten, sind Hydrophylleen, Polemoniaceen und Scrophulariaceen von den Gamopetalen sehr häufig, von den Choripetalen Jussieuaceen, *Ribes*, *Astragalus*-Arten, Caesalpiniaceen und Mimosaceen in einer für die borealen Subtropen seltenen Mannigfaltigkeit, dazu einige Zygophylleen *(Larrea!)*, viele Malvaceen und Cruciferen, neben anderen Caryophyllinen besonders viele Nyctagineen und Salsolaceen, endlich noch die merkwürdige Unterordnung Eriogoneen aus der Ordnung der Polygoneen. Auch von den Monokotylen sind mit *Dasylirion* (Xerotideen, Juncaceen) und *Agave* (Amaryllideen) neben den gemeinsamen boreal-subtropischen Ordnungen einige Besonderheiten anzuführen; die Palmen (Tribus Sabaleen) sind zwar in den Küstengebieten mit neuen, eigenen Gattungen reicher, haben aber auch in Arizona noch endemische Repräsentanten.

Endlich bleibt noch mit Californien ein neues Küstengebiet am pacifischen Ocean übrig, welches also, wenn der begonnene Vergleich weiter durchgeführt werden soll, dem mediterranen Küstengebiet auf der östlichen Halbkugel entspräche; sein systematischer Charakter ist gemischt aus den Ordnungen des ersten und zweiten (mexikanischen) Florenelementes; in einigen Gattungen (z. B. Conifere *Libocedrus)* zeigt es mehr Verwandtschaft zu Ost-Asiens Flora als die atlantischen Südstaaten, in dem Reichthum an endemischen Coniferen *(Sequoia! Torreya, Chamaecyparis)* zeigt es selbständige Entwicklungen ähnlichen Charakters wie Japan, in vielen anderen Endemismen die Verwandtschaft mit Mexiko.[2])

Die Gebietseintheilung dieses Florenreiches in 1. Californien für die pacifische Küste, 2. Montana und 3. Texas=Nord-Mexiko für die nördlichen und südlichen, den Felsengebirgen ein- und angelagerten inneren Steppen oder Prairien, endlich 4. Virginien für die atlantische Küste, ist nach dem Gesagten einleuchtend.

14. Nordisches Florenreich. — Die ganze Ländermasse von Europa, Asien und Nord-Amerika, welche die vier geschilderten boreal-subtropischen Florenreiche über ihrer Nordgrenze noch übrig lassen, wird bis zu den äussersten arktischen Gebieten von dem nordischen Florenreich eingenommen, welches sich allein von allen über ausgedehnte Festlandsgebiete beider Hemisphären erstreckt.

---

[1]) Die Südspitze dieser Halbinsel scheint sich mit einer gemischten Flora am innigsten an das Antillengebiet anzuschliessen.

[2]) Einen kurzen Auszug des interessanten californischen Florencharakters siehe im Geograph. Jahrbuch, Bd. IX. pag. 183 bis 184, Gotha 1882.

Es gehören dazu also Mittel- und Nord-Europa vom südwestlichen Frankreich und den Balkanländern im Südosten an nordwärts, Sibirien mit den Amurlandschaften, Kamtschatka und Tschuktschen-Land, Alaska und Canada nebst kleineren Theilen der nördlichen Vereinigten Staaten (südlich der grossen Seen und an den Alleghaniens), Grönland und die übrigen hocharktischen Inseln.

In diesem Florenreich herrschen die Ordnungen mit denjenigen Gattungen, welche, in der jüngeren Tertiärzeit im hohen Norden entstanden, bei kälter werdendem Klima die Plätze aller direct von der Tropenflora abstammenden Sippen einnehmen mussten, und welche selbst wahrscheinlich als abgeleitete jüngere Glieder jener alten Miocenflora zu betrachten sind, welche fossil auch in Europa reichlich beobachtet und lebend in dem ost-asiatischen Florenreich und dem des mittleren Nord-Amerika's noch jetzt erhalten ist. Zugleich hat dieses Florenreich durch den starken Temperaturausschlag seines Klima's eigenthümliche biologische Züge erhalten, welche sich fast mehr der Beobachtung aufdrängen als seine systematischen Charaktere: immergrün sind von Bäumen nur die meisten Coniferen, während die Laubbäume und einzelne Nadelhölzer vor Beginn der kalten Jahreszeit ihre Blätter abwerfen, ebenso die Stauden irgendwelche Einrichtungen zum frostsicheren Perenniren treffen.

Das Register der deutschen Flora enthält, da Deutschland auf seinen Hochgebirgen auch Bürger des hohen Nordens angesiedelt zeigt, mit wenigen Ausnahmen *(Diapensia)* alle Charakterordnungen und die Hauptmasse von Charaktergattungen dieses Florenreichs. Daneben allerdings auch noch andere, welche theils mediterran-orientalisch, theils innerasiatischen Ursprungs sind, und durch die Vermischungszüge auf offenen Wanderlinien sich zwischen das arktisch-boreale Element (wie wir das dem nordischen Florenreich in seiner jetzigen Gestalt eigenthümliche im Gegensatz zu dem älteren arkto-tertiären Florenelemente nennen) eingeschoben haben. Umgekehrt ist dieses arktisch-boreale Element auch weit südwärts auf die Hochgebirge Süd-Europa's und des nordwestlichen Afrika's, auf die des Orients, Inner-Asiens und Ost-Asiens, ebenso wie auf die Nord-Amerika's verbreitet und überschreitet an einigen wenigen Stellen in einzelnen Ausläufern den Aequator, hat auch im antarktischen Florenreiche in meistens dort endemischen Arten einiger Gattungen neue Wohnplätze, gewissermaassen eine zweite Heimat, gefunden.

Die pflanzengeographische Analyse muss die in demselben Lande gemischt sich findenden Florenelemente von einander sondern und hat daher in den südlicheren Gebietstheilen des nordischen Florenreichs die Einwanderer oder die von älteren Zeiten stammenden Reste der anstossenden boreal-subtropischen Gebiete getrennt zu erhalten. So weisen z. B. *Helianthemum*, *Dipsacus*, *Reseda*, *Ulex*, *Genista* und viele andere Phaseolaceen in der deutschen Flora auf das benachbarte Mediterrangebiet hin, mit dem Central-Europa ursprünglich die Florenentwicklung theilte; die ostasiatischen Sippen finden sich noch weit nordwärts in den Amurlandschaften; die Robinien und Lupinen im südlichen Canada gehören zu den Elementen des mittleren Florenreiches von Nord-Amerika. Insofern sind die südlichen Bezirke des nordischen Florenreichs in der angegebenen Begrenzung arge Mischlingsfloren und nur nach ihrem durchschnittlichen Hauptcharakter demselben mit Recht zugehörig; ein kleines Gebirge mit etwas rauherem Klima, wie z. B. in Deutschland der Harz, zeigt viel schärfer den wahren Charakter des nordischen Florenreichs, da auf ihm die älteren Sippen völlig verdrängt und auch nach der — in Europa und Nord-Amerika für die Vertheilung der Plätze in der letzten Periode maassgebend gewesenen — Eiszeit nicht wieder erschienen waren.

Es kann zweckmässig erscheinen, diejenigen Gebiete zusammenzufassen, welche das jüngere arktisch-boreale Florenelement rein und fast unvermischt enthalten. Dieses Princip hat ENGLER's Eintheilung der Erde in Florengebiete (und -Provinzen), a. a. O. Bd. II, pag. 334 mit Karte, mit grossem Glücke angewendet, indem sie zwei circumpolare Gebiete schuf: ein arktisches, und ein subarktisches Coniferengebiet. Das letztere umfasst in Europa Skandinavien (ausser Süd-Schweden), Finnland, Nord-Russland, in Asien Sibirien und die Gebiete am Ochotskischen Meere, soweit sie bewaldet sind, in Nord-Amerika das bewaldete Gebiet des Yukon und Mackenzie, Labrador und das Mündungsgebiet des St. Lorenzstromes. Mittel-Europa bildet unter diesen Umständen ein eigenes Gebiet zusammen mit Aralo-Caspien; ebenso die übrigen südlich an das subarktische Coniferengebiet angrenzenden Länder mit noch nicht subtropischer Flora. — Dieses Verfahren ist für viele Zwecke äusserst nützlich; aber wenn es sich darum handelt, nach den Hauptscheidungen der systematischen Sippen die Flora in eine Anzahl möglichst gleichwerthiger Theile, von denen alle selbständigen Charakter haben, zu theilen, so müssen die Mischlingsgebiete nach ihrer tonangebenden Flora dennoch einem Florenreiche zuertheilt werden. Und dieses ist für Mittel-Europa in diesem Falle unzweifelhaft das nordische; der Unterschied im Systemkatalog beispielsweise zwischen Deutschland und Süd-Spanien ist ganz erheblich grösser als der zwischen Deutschland und Finnland oder Norwegen. Nur darf man nicht annehmen, dass die auf das mediterran-orientalische Florenreich hinweisenden Sippen der deutschen Flora, wie *Helianthemum*, *Genista* etc., lauter Einwanderer aus dem Süden wären: sie können in Mittel-Europa selbst sehr wohl ihre Heimat und ihren Ursprung als Arten gehabt haben, gehören aber zu demselben Stamme, der für das mediterrane Florenreich in reicherer Entwicklung ein Charakterzug seit alter Zeit gewesen und auch jetzt geblieben ist; und das heisst hier »pflanzengeographische Zusammengehörigkeit«, oder »geographische Verwandtschaft.«

Die Gebiete des nordischen Florenreiches, in dem sich ausserhalb grosser Gebirge nur selten beschränkte Areale befinden, gliedern sich leicht nach den beigemischten borealsubtropischen Florenelementen, die zugleich ein Signal für verschiedenartige Artenentwicklung derselben Charaktergattungen gewesen sind. Das 1. Gebiet: Mittel-Europa, hat die reichste Küstenentwicklung mit »atlantischen« Arten; das 2. Gebiet: »osteuropäische Steppen« ist ein inniges Gemisch ächt borealer Sippen mit denen des innerasiatischen Florenreichs und hat vielen europäischen Wiesen- und Angerpflanzen den Ursprung verliehen; 3. Mittel-Sibirien hat eine ärmere Waldflora; 4. die ochotskischen Küstenländer enthalten Sippen des ostasiatischen Florenreichs; 5. Columbien solche des californischen Gebietes und der westlichen Rocky Mountains; 6. Saskatchawan und Canada enthalten Sippen aus den nördlichen Prairien und dem virginischen Gebiet. Ungefähr nördlich der Waldgrenze in diesen Gebieten schliesst sich dann endlich 7. das arktische Gebiet mit einer rein arktisch-borealen Flora an, welche aber zahlreiche alpine Ursprungssippen aus den südlicheren Hochgebirgen enthält, mit denen es im gegenseitigen Austausch stand.

II. Abschnitt.

Die gegenwärtige Vertheilung der Ordnungen des Systems in den Florenreichen.

Da der Charakter der Florenreiche sich auf die Vertheilung der systematischen Pflanzensippen stützt, da ein jedes Florenreich sich durch das Ueberwiegen gewisser Ordnungen und durch den alleinigen Besitz vieler, oft artenreicher Gattungen von diesen Ordnungen auszeichnet, so muss die Eintheilung der Erde in eine

Anzahl möglichst gleichmässig abgegrenzter Florenreiche auch ihre Rückwirkung auf präcise Bezeichnungsweise der Verbreitung der Ordnungen selbst ausüben; anstatt diese oder jene Länder aufzuzählen, über welche sich diese oder jene Ordnung erstreckt, soll sogleich deren Areal durch die Angabe der für sie maassgebenden Florenreiche charakterisirt werden, was allerdings in noch viel höherem Masse für die einzelnen Gattungen des Systems Gültigkeit und Werth hat. Für die Ordnungen nämlich kann man sich nur allgemeiner Hinweise bedienen, weil die Mehrzahl von ihnen gemeinsam in einer ganzen Florenreichsgruppe enthalten ist, und weil sogar viele der grössesten in fast allen Land- und Insel-Florenreichen vorkommen; letztere pflegen dann allerdings in dem Besitze der Tribus und Gattungen solcher ubiquitärer Ordnungen weit von einander abzuweichen.

Versuchen wir hier nun einmal eine kurze Zusammenfassung der Ordnungen nach ihrer Verbreitung, entweder in allen Florenreichen oder nur in einer bestimmten Gruppe, und bedienen wir uns zur kurzen Angabe der Heimat dabei der Eintheilung der Erde in die tropische, australe und boreale Florenreichsgruppe und, wo es nöthig werden sollte, in die drei, unter Afrika, Asien und Amerika zusammenzufassenden Festlands- und Inselmassen. Diese letztere Eintheilung verliert natürlich ihren Werth für alle Ordnungen des »Nordischen Florenreichs (No. 14),« da dieses sich von Mittel-Europa (welches unter dem hier anzuwendenden Gesichtspunkte als nördliche Fortsetzung von Afrika zu gelten hätte,) durch Sibirien nach Canada erstreckt und also alle drei Continentalmassen in ihren Nordspitzen vereinigt. Aber für die anderen Florenreiche hat diese Dreitheilung praktische Bedeutung, indem die Florenreiche 10. »Mittelmeerländer und Orient«, 1. »Tropisches Afrika«, 2. »Ostafrikanische Inseln«, und 5. »Südafrika« das afrikanische Erddrittheil zusammensetzen, ferner die Florenreiche 11. »Inner-Asien«, 12. »Ost-Asien«, 3. »Indien« (im Florenreichssinne erweitert), 6. »Australasien« und 8. »Neu-Seeland« das asiatische Erddrittheil, und endlich die Florenreiche 13. »Mittleres Nord-Amerika«, 4. »Tropisches Amerika« und 5. »Andines Florenreich« das amerikanische Erddrittheil. Nur das antarktische Florenreich, obgleich in erster Linie an das andine angeschlossen, bleibt am besten wie das boreale aus dieser Continentalgliederung heraus, weil es zum mindesten nach Neu-Seeland und Südost-Australien vollwichtig herübergreift und sich circumpolarem Charakter nähert.

Als kurze Bezeichnungsweise für diese grossen Erdgruppen empfiehlt sich *tr.* für die tropische, *al.* für die australe, und *br.* für die boreale Florenreichsgruppe in jener Begrenzung, wie sie im ersten Abschnitte angegeben worden ist, aber mit Sonderung der Uebergangsgebiete in Bezug auf ihre zusammengemischten Haupt-Florenelemente. Für die Continental-Dreitheilung empfehlen sich die Zeichen *Afr.* *As.* und *Am.* für die eben genannten drei subtropisch-tropischen Ländermassen.

In ähnlicher Weise habe ich früher schon in den »Florenreichen,« Geogr. Mittlgn. a. a. O. pag. 55 und flgd., eine Gliederung der Ordnungen in allgemein verbreitete, boreale, tropische und australe, für Afrika oder Asien oder Amerika charakteristische, versucht, um die Methode der Eintheilung der Erde in Florenreiche auf die Hauptsystemgruppen gestützt daran zu erläutern, obwohl weder dort noch hier ein ausführlicher Charakter für die einzelnen Florenreiche gegeben werden konnte, weil dazu ein Eingehen in die Tribus und Gattungen erforderlich ist.

Hier handelt es sich aber um eine Vergleichung aller Ordnungen in der oben erfolgten systematischen Abtrennung, auch der monotypischen (wie z. B. *Batideae* u. a.), welche nicht als blosse anomale Gattungen an andere Ordnungen angeschlossen werden können, und welche für den vergleichenden Systematiker auch in geographischer Hinsicht sehr beachtenswerth sind, während die physikalische Geographie sich um sie nicht kümmert. Doch sind natürlich auch in pflanzengeographischer Hinsicht die Ordnungen von sehr verschiedener Bedeutung, indem sie einen sehr ungleichen Antheil an der Zusammenfügung der Vegetationsdecke nehmen. Um auch dieser Bedeutung Rechnung zu tragen, sollen die in dieser Hinsicht wichtigsten Ordnungen durch Fettschrift, die minder bedeutenden durch Sperrschrift, die unbedeutenden durch Cursivschrift von einander geschieden werden. Für die Bedeutung ist entscheidend der Formenreichthum und die, durch Geselligkeit bedingte Individuenmasse in den Vegetationsformationen der Gesammtflora der Erde. Die Aufzählung folgt für jede Kategorie von Ordnungen dem in dieser Abhandlung angewendeten Systeme, auf welches sich auch die vorgesetzte Zahl bezieht.

§ 1. Die allgemein in der tropischen, australen und borealen Florenreichsgruppe[1]) aller Continentalmassen verbreiteten Ordnungen.

Die »allgemeine« Verbreitung stuft sich auch hier noch verschiedenartig ab, indem es Ordnungen giebt, welche wirklich sowohl *tr.* als *al.* als auch *br.* sind, in so fern als sie in allen Florenreichsgruppen aller Continente selbstständige dort einheimische Repräsentanten haben, zugleich aber auch Ordnungen, welche in einer der drei Florenreichsgruppen völlig oder fast völlig fehlen und nur in zweien richtig und gleichmässig einheimisch genannt werden können. Meistens sind diese Ordnungen entweder tropisch und boreal-subtropisch, oder noch häufiger tropisch und zugleich austral.

Zeichnet sich eine Ordnung durch starkes Ueberwiegen in zwei Florenreichsgruppen gegenüber einer schwachen Vertretung in der dritten aus, so soll ihre schwache Vertretung durch das Zeichen ∞ ausgedrückt werden, oder, wenn dieselbe gar nur in selbständigen Arten einiger Gattungen der Hauptheimat in den anderen Florenreichen besteht, durch einen einfachen Strich —.

Dass für viele Ordnungen die Zutheilung zu dieser Kategorie oder zu einer der nächst folgenden, und ebenso die Signatur in dieser oder jener Weise mit einer gewissen, den systematischen Abgrenzungen gleichenden Willkür erfolgen muss, darf als selbstverständlich betrachtet werden.

I. Monocotyledone Ordnungen.

1. **Orchidineae,** zwar in allen drei Florengruppen stark und mit besonderen Repräsentanten vertreten, doch mit einem entschiedenen Ueberwiegen in den Tropen, wo die Hauptmasse der Arten in epiphytischer Lebensweise vorkommt.

2. Amaryllidineae, ihren grössten Formenreichthum in der australen Florengruppe von Afrika und Amerika entwickelnd.

11. Iridineae, grösster Formenreichthum *al.* (hier besonders in *Afr.*,) und *br.*!

17. Liliaceae, ebenfalls grösster Formenreichthum *al.* und *br.*

18. Smilacineae, die Verbreitungsweise der vorigen Ordnung theilend.

22. Xyridineae, überwiegend *tr.!* und nächstdem *al.*, aber auch *br.* in stärkerer Vertretung in *Am.*

27. **Cyperaceae,** von ungemein starker Verbreitung in allen Florenreichen: die *Cariceae,* ferner *Scirpus* und *Eriophorum br.*, die *Cypereae* überwiegend *tr.*, die *Cryptangieae tr. Am.*, die *Rhynchosporeae* überwiegend *al.* Die verhältnissmässig grösseste Wichtigkeit der Ordnung liegt in der borealen Florengruppe.

28. **Agrostidineae** (Gräser), von noch gleichmässigerer Verbreitung und noch

---

[1]) kürzer »Florengruppen« genannt.

stärkerer Mannigfaltigkeit in fast allen Florenreichen als die vorige Ordnung: *tr.* überwiegend die *Bambuseae (!), Paniceae, Chlorideae, Andropogineae, Oryzeae, Pappophoreae; al.* überwiegend *Andropogineae, Paniceae, Phalarideae, Agrosteae, Triticeae; br.* überwiegend *Agrosteae, Phalarideae, Aveneae, Festuceae, Triticeae.*

29. Juncaceae, überwiegend in der borealenFlorengruppe, ausserdem besonders *al. Afr.* und im antarktischen Florenreich, in den Tropen ∞

35. **Araceae** überwiegend in allen Tropenfloren und auch nur für diese von hervorragender Wichtigkeit, aber auch *br.* stark vertreten sogar mit endemischen Arten noch im nordischen Florenreich (20 Arten im nordamerikanischen Waldgebiet, 10 Arten im mitteleuropäisch-ostasiatischen) und noch viel mehr endemischen Arten und Gattungen in den borealen Subtropen; dagegen *al.* ∞ in verhältnissmässig schwächerer Vertretung als im Norden, mit nur 8 Arten *al. Afr.*, 7 *al. As.*, 6 in Chile etc.; fehlt im antarktischen Florenreich. Demnach ist die Ordnung richtig als allgemein verbreitet zu bezeichnen, trotz des bedeutenden tropischen Uebergewichtes ihrer Sippen.

36. *Lemnaceae*, mit der den Wassergewächsen eigenthümlichen indifferenten Verbreitungsweise; ebenso die drei letzten monokotylen Ordnungen:

37. Najadineae (überwiegend *br.!*, einige Gattungen im oceanischen Florenreich).

38. Alismaceae,

39. Hydrocharidineae, (einige Gattungen im oceanischen Florenreich.)

II. Dikotyledone Ordnungen.

2. **Asteraceae**, wahrscheinlich auch noch nach Ausschluss der *Lactucaceae* (welche als hauptsächlich boreale Ordnung einer andern Kategorie angehören) mit ca. 10000 Arten die allergrösseste Ordnung des Pflanzenreichs. Zwar ist auch ihre Verbreitung nicht so allgemein, wie vielfach angenommen wird, da zumal die Tropenwälder in *tr. Am.* und *tr. As.* ausserordentlich arm an irgend welchen Compositen sind und in einzelnen australen Gebieten die Asteraceen weit hinter Rubiaceen zurücktreten; doch sind dann nahe gelegene Ländergebiete derselben Florengruppe wiederum sehr reich an eigenen Sippen, so dass diese Ordnung trotz der angeführten Beschränkung in diese Kategorie mit vollem Recht gehört. Von fast allgemeiner Verbreitung sind die Tribus *Astereae* und *Senecioneae (Senecio* selbst eine der grössesten und am weitesten verbreiteten Gattungen der Erde), überwiegend amerikanisch die *Eupatorieae, Heliantheae, Mutisieae*, überwiegend gerontogäisch die *Inuleae, Anthemideae* und *Cynareae (Centaurea* im mediterran-orientalischen Florenreich!).

3. *Ambrosiaceae*, kleine Ordnung überwiegend amerikanisch, in den Tropen ∞.

6. Valerianaceae, überwiegend *br!* und dort von gleichmässiger Verbreitung, in den Tropen von *Am.* und *As.* ∞, in der australen Florengruppe nur in *Am.* stark vertreten, in *Afr.* nur — .

8. **Rubiaceae**, eine der hervorragendsten Ordnungen, in den Tropen überwiegend und dort in dem Waldbestande von grosser Wichtigkeit, ebenso in manchen australen Küsten- und Inselfloren; im nordischen Florenreich nur noch die Tribus *Galieae (Stellatae).*

9. Campanulaceae, überwiegend *br.*

10. Lobeliaceae, im nordischen Florenreich nur noch —.

17. Utriculariaceae, kleinere über die Erde zerstreute Ordnung.

19. Scrophulariaceae, grosse Ordnung mit grösstem Gewicht in der borealen, geringstem in der tropischen Florengruppe. Interessant durch Localisirung die kleine Tribus *Aptosimeae* in *Afr.*, die Mehrzahl daselbst *al.!*

21. Acanthaceae, unter den Ordnungen mittlerer Grösse für die Tropen von hervorragender Bedeutung, weniger in den anderen Gruppen.

24. Verbenaceae, wie vorige Ordnung, in den *br.* Gebieten nur ∞.

25. Salviaceae, überwiegend *br.!* in einzelnen (strauchigen) Sippen reich und ausschliesslich *al.!*, dagegen *tr.* ∞ und dort durch Ordnung 21 und 24 ersetzt.

26. Boragineae, überwiegend *br.!*

29. Convolvulaceae, überwiegend *tr.!*

31. Solanaceae, überwiegend sowohl *tr.* als *al.!*, mit sehr starker Verbreitung der Hauptgattung, *Solanum* selbst, in allen Florenreichen.

32. Gentianaceae, überwiegend *br.!*, dagegen *tr.* ∞.

33. Asclepiadineae, überwiegend sowohl *tr.* als *al.;* in letzterer Florengruppe besonders *Afr.*

36. *Jasminaceae*, wenig formenreiche Ordnung, im nordischen Florenreich fehlend.

37. Oleaceae, wichtige Ordnung (trotz geringeren Formenreichthums) durch viele in die immergrünen Gebüsche und Wälder eintretende Holzgewächse.

38. Plantagineae, Ordnung mit nur einer allgemein und weit verbreiteten Gattung *(Plantago)*, am häufigsten *al. Am.*

47. **Ericaceae,** Ordnung aus Halbsträuchern oder höheren Gesträuchen bestehend, überwiegend *br.!* und hier im nordischen Florenreich selbst überwiegend, dann sehr formenreich *al. Afr.!*, dagegen *tr.* ∞.

---

50. *Cornaceae*, kleinere Ordnung von meist Gesträuchen.

51. Araliaceae, } beide Ordnungen von weiter Verbreitung, sich gegenseitig
52. **Apiaceae,** } an vielen Stellen derartig ergänzend, dass wo die eine häufig ist, die andere abnimmt. Ordn. 51 überwiegend *tr.!* und im nordischen Florenreich fast fehlend, Ordn. 52 dagegen überwiegend *br.!* und *tr.* ∞. Den zahlreichen borealen Sippen von 52 stehen weniger zahlreiche australe gegenüber, vergl. oben pag. 216—217.

56. Saxifragaceae, überwiegend *br.!* und *tr.* ∞, aber in der australen Gruppe wiederum in anderen Unterordnungen selbständigen Charakters vertreten; beim Eingehen auf dieselben würde die Ordnung aus dieser Kategorie zu streichen und die Untergruppen in solche beschränkter Verbreitung zu setzen sein.

59. Crassulaceae, überwiegend *br.!*, dann sehr häufig *al. Afr.!*, dagegen *tr.* ∞.

64. **Mimosaceae** } zusammen die *Leguminosae* bildend als Gruppe von
65. Caesalpiniaceae, } weitester Verbreitung und erster (die *Compositae* trotz
66. **Phaseolaceae,** } deren grösserer Artenzahl unzweifelhaft übertreffender) Bedeutung im Florenbilde der Erde. Nur die *Phaseolaceae* sind ganz allgemein verbreitet und sondern ihre Tribus so, dass die *Genisteae* überwiegend *br.* und *al. (Afr.)* sind, ebenso die *Trifolieae* und *Astragaleae*, *Podalyrieae*, dagegen die *Hedysareae* und auch *Galegeae* überwiegend *tr.* — Ordnung 64 und 65 bei weitem überwiegend *tr.!* in allen Florenreichen, ausserdem in Hinsicht auf die zu Ordn. 64 gehörige Gattung *Acacia* noch stärker vertreten *al.!* und hier wieder hervorragend im australischen Floren-

reich; diese Ordnungen sind *br.* ∞ und betreten das nordische Florenreich wie das antarktische nur in vorgeschobenen Ausläufern.

67. Lythraceae, überwiegend *tr.!*
69. **Myrtaceae,** bedeutende Ordnung von Holzgewächsen für den Tropenwald, und von noch verhältnissmässig grösserer Bedeutung für das australasische Florenreich; auch sonst *al.* gut vertreten und bis in das antarktische Florenreich gehend, aber mit einer in *Am.* und *Afr.* im Vergleich zu den dortigen Tropenreichen geringen Formentfaltung; im Norden abnehmend und also *br.* ∞ oder *br.* —, in das nordische Florenreich selbst nicht eintretend.
71. Jussiaeaceae, Ordnung von ziemlich gleichförmiger Verbreitung, doch wohl am stärksten *br. Am.!* und am schwächsten *tr.*
77. Passifloraceae, überwiegend *tr.!*, *br.* fehlend oder —, daher nicht völlig in diese Verbreitungskategorie gehörend.
81. Cucurbitaceae, überwiegend *tr.!* bei weitem am mannigfaltigsten und artenreichsten, oft von grosser Wichtigkeit; *br.* ∞.
83. *Haloragidineae,* zerstreut über die Erde.
86. Thymelaeaceae, überwiegend *al.*, und hier besonders *al. As.!*

---

91. Ilicineae, überwiegend *br.* und *al.*, in *tr. Am.* ∞, nirgends von hervorragender Wichtigkeit.
94. Celastraceae, überwiegend in den *br.* und *al.* Subtropen.
95. Rhamnaceae, in trockneren Subtropen vielfach Gesträuche bildend.
96. Vitideae, überwiegend *tr.!*, dagegen *br.* ∞.
97. Sapindaceae, überwiegend *tr.!* und zwar mit den *Sapindinae* auf die Tropen (besonders *Am.!)* fast ausschliesslich beschränkt, während die übrigen 4 Unterordnungen (vergl. pag. 390) theils *br.* theils *al.* sind und Antheil nehmen an der Zusammensetzung der borealen Wälder.
102. Zygophyllaceae, zerstreut, aber im nordischen Florenreich ganz fehlend.
104. Connaraceae, überwiegend *tr.!; br.* —.
107. **Anacardiaceae,** überwiegend *tr.!*, ausserdem stark vertreten *al. Afr.!*, sonst in vielen Repräsentanten zerstreut, das nordische und antarktische Florenreich kaum berührend.
110. **Euphorbiaceae,** sehr grosse und formenreiche, überwiegend *tr.!* Ordnung, von allgemeinerer Verbreitung die sections- und artenreiche Gattung *Euphorbia* (diese auch allein für die *br.!* wichtig) selbst; in den Tropen die Tribus *Phyllantheae*, *Galearieae*, *Crotoneae; al.* besonders die *Stenolobieae (As.!)*, und die *Crotoneae*, seltener *Euphorbieae.*
115. *Phytolaccaceae,* am meisten *tr.* oder *al.*, dagegen *br.* ∞.
119. **Salsolaceae,** Ordnung von hervorragender Bedeutung für die Salz- und Steppengebiete im Innern der Continente, ebenso für deren Littoral, daher selten *tr.*, häufiger *al.* (besonders *As.)*, überwiegend *br.!* und hier *As.* und *Afr.!*
120. Amarantaceae, überwiegend *tr.!*
121. Nymphaeaceae, } in den süssen Gewässern weit über die Erde zerstreut,
122. *Cabombaceae,* } Ordn. 121 und 123 (1 Gattung) theils tropisch, theils
123. *Nelumbiaceae,* } boreal mit *al.* — Ordn. 122 (mit 2 Gattungen) von unregelmässigem Areal.
124. Aristolochiaceae, überwiegend *tr.!*
125. *Rafflesiaceae,* überwiegend *tr.!*, *br.* ∞

126. Loranthaceae, überwiegend *tr.!*
127. Santalaceae, gleichfalls überwiegend *tr.!*, aber auch *al.* besonders *As.*

129. Polygalaceae, in zerstreuten Arealen über die ganze Erde.
134. Linaceae, mit der Hauptgattung *Linum br.* und *al.*, anderen Gattungen *tr.*
135. Oxalidineae, überwiegend *al.!*, indem sowohl die Hauptgattung *Oxalis* dort in *Am.* und *Afr.* ausserordentlich formenreich auftritt, als auch die *Wendtieae* im andinen Florenreich endemisch sind.
136. Geraniaceae, gleichfalls überwiegend *al.!* an zwei verschiedenen Stellen: *Am.* mit den endemischen *Vivianeae*, *Afr.* mit *Pelargonium* u. a., ausserdem sehr zahlreiche Arten *br.*, dagegen *tr.* ∞
138. *Balsaminaceae*, zerstreut.
140. Tiliaceae, überwiegend *tr.!*, aber auch in den borealen Wäldern.
141. Sterculiaceae } beide überwiegend *tr.!*; Ordnung 141 durch die Tribus
142. **Malvaceae** } *Hermannieae* und *Lasiopetaleae* zugleich stark *al.* in *Afr.* und *As.!*, dagegen fehlend in der *br.* Gruppe; Ordnung 142 mit der Unterordnung *Bombacinae tr.!* und dort wichtige Baumformen darstellend, die Unterordnung *Malvinae* weit verbreitet und auch besonders häufig *br. Am.!*
145. Dilleniaceae, überwiegend *tr.!*, ausserdem *al. As.*, dagegen *br.* ∞
147. Hypericaceae, überwiegend *br.*, dagegen *al.* —
148. *Elatinaceae*, kleine zerstreute Ordnung aus ca. 20 Arten.
154 Violaceae, zerstreute Ordnung, Tribus *Alsodineae* und *Paypayroleae tr.!* besonders *Am.*
157. *Droseraceae*, in den Tropen ∞, am stärksten vertreten *al. As.!*
160. **Brassicaceae**, grosse und hervorragende Ordnung für alle borealen Florenreiche, dann wieder *al.!* sehr häufig mit 14 Gattungen in Australasien und mit 26 im andinen Florenreich einheimisch, auch im antarktischen mit endemischen Sippen; dagegen *tr.* —
161. Capparidineae, überwiegend *Am.!* vom mittleren Nord-Amerika bis andinen Florenreich.
166. Menispermaceae, überwiegend *tr.!*, dagegen *br.* ∞
168. Magnoliaceae, überwiegend *br.!* und zwar besonders *Am.* oder im ostasiatischen Florenreich, die *Illicieae* auch *tr.* und in *As.*, endlich *al.* ∞ durch *Drimys* im antarktischen Florenreich.

172. **Lauraceae**, überwiegend *tr.!* und hier in allen Florenreichen von hoher Bedeutung für die Waldvegetation auf den Gebirgen oder in den heissen Niederungen. Jedoch ist die Vertretung dieser Ordnung in den *al.* und *br.* Gruppen noch einigermaassen genügend durch endemische Formen, um sie in dieser Verbreitungskategorie erscheinen zu lassen, indem sie mit laubwechselnden Sippen in *br. Am.*, mit immergrünen Endemismen im mediterranen und ostasiatischen Florenreich auftreten *(Laurus)*, ebenso im südafrikanischen, australasischen, neuseeländischen und andinen Florenreich; Unterordnung *Cassythinae al.!*
175. Polygonaceae, überwiegend *br.!* und hier besonders *As.*; die *Eriogoninae* dagegen *Am.!*

176. Urticaceae, grosse Ordnung, wie die vorige von fast hervorragender Wichtigkeit, überwiegend *tr.!*
178. Ulmaceae, baumbildende Ordnung, zerstreut aber überwiegend *br.*
183. *Ceratophyllaceae,* kleine, aus einer Gattung bestehende zerstreute Ordnung.
190. *Myricaceae,* 35 Arten einer weit zerstreuten Gattung.

III. Gymnosperme Ordnungen.

Von diesen Ordnungen gehört keine mit vollem Rechte in die zuerst zusammengefasste Kategorie der allgemeinen Verbreitung, sondern fast alle in die Kategorie der für zwei Florengruppen gemeinsamen und in einer besonders vorherrschenden Ordnungen. Die Taxaceen dürfte man hier vielleicht aufzählen, doch werden sie besser den übrigen Coniferen angeschlossen.

Zusammenfassung. Wie man sieht, ist die Zahl der wirklich allgemein verbreiteten Ordnungen längst nicht überwiegend. Aufgezählt sind in dieser ersten

Kategorie 14 monokotyle Ordnungen von 40 in Gesammtzahl,
20 dikotyle gamopetale Ordnungen von 49 in Gesammtzahl,
15 — choripetale calyciflore Ordn. von 40 in Gesammtzahl,
20 — disciflore, cyclosperme etc. Ordn. von 39 in Gesammtzahl,
17 — choripetale thalamiflore Ordn. von 42 in Gesammtzahl,
6 — monochlamydeische Ordnungen von 25 in Gesammtzahl,
— gymnosperme Ordnung von 5 in Gesammtzahl.
Sa.: 92 Ordnungen von 240 phanerogamen Ordnungen.

Auch bei diesen 92 Ordnungen ist die »allgemeine« Verbreitung nur sehr bedingungsweise zu verstehen, wenn man bedenkt, dass solche Ordnungen wie die Lauraceen mit darunter inbegriffen sind, weil sie in den verschiedenen Florengruppen mit selbstständigen Sippen wichtigen pflanzengeographischen Charakters auftreten. Diejenigen Ordnungen, welche mit selbständigen Sippen wirklich in allen einzelnen Florenreichen enthalten sind, sind sehr viel geringer an Zahl, selbst wenn wir das gering an Ländermasse entwickelte antarktische Florenreich bei dieser Zählung mit dem andinen Florenreich, und den südlichen Theil Neu-Seelands mit Australien vereinigt in Betracht ziehen. Man findet bei einer Abschätzung nach diesen Principien, dass alsdann die Zahl der im strengeren Sinne allgemein verbreiteten Ordnungen auf die Hälfte jener obigen Zahl herabsinkt, nur etwa 46 beträgt.

§ 2. Die in einzelnen Theilen von zwei Florenreichsgruppen, sowie die auf Amerika oder auf die Alte Welt beschränkten tropisch-austral-boreal verbreiteten Ordnungen.

Schon unter der in § 1 zusammengestellten Kategorie befinden sich nicht wenige Ordnungen, welche (wie die *Ambrosiaceae, Myrtaceae, Connaraceae, Cabombaceae, Magnoliaceae, Lauraceae,*) nur sehr zweifelhaft in die Reihe der »allgemein verbreiteten« Ordnungen hineingebracht werden können. Bestimmend war dafür der Umstand, dass sie doch in keiner selbständigen Florengruppe ganz fehlen und dass sie in mehreren derartig vertreten sind, dass man sie nicht unbedingt einer einzelnen Florengruppe mit vorgeschobenen Ausläufern zutheilen kann. Unter dieser zweiten Kategorie sind nun besonders jene Ordnungen zusammengebracht, welche entweder nur einem oder zweien der subtropisch-tropischen Erddrittel angehören, zumal also entweder rein amerikanisch oder gerontogäisch sind, oder welche in mehreren Continenten so ausschliesslich auf deren tropisch-boreale, oder tropisch australe Gebiete beschränkt sind (zuweilen auch auf die borealen und australen Gebiete mit Ueberspringung der Tropen), dass von einer allgemeinen Verbreitung überhaupt kaum noch die Rede sein kann. Est ist also diese zweite Kategorie eine Ergänzung der in § 1 zusammengestellten, zu welcher mit einigem Rechte auch manche der schon oben genannten Ordnungen gezählt werden könnten; ihre Zahl ist viel geringer als die der sub 1 genannten Ordnungen.

I. Monocotyledone Ordnungen.

16. *Philydraceae*, ausschliesslich *As.!* und hier sowohl *tr.* als *al.*

II. Dicotyledone Ordnungen.

28. Polemoniaceae, fast ausschliesslich *Am.!* und in diesem Continent vorwiegend *br.!* mit *tr.* ∞ und *al.* ∞, zugleich mit einer circumpolaren Gattung im nordischen Florenreich.

55. Ribesiaceae, monotypische und kleinere, nur aus einer artenreichen (ca. 60 Spec.) Gattung bestehende, zugleich *br.* und *al.* vorkommende Ordnung, welche im nordischen Florenreich circumpolar verbreitet ist und in die südlich angrenzenden Floren eintritt, dann als australe Ordnung nur im andinen Florenreich weit südwärts verbreitet vorkommt, und zwar mit einem die eine Hälfte der ganzen Ordnung ausmachenden Artenreichthum.

75. Mesembryaceae, vorwiegend *Afr.!* und diesem Continent vorwiegend *al.!* mit ausserordentlicher Artentfaltung im Caplande, zugleich aber auch *br.*, und selbst *tr.* ∞ (in der Neuen Welt durch Ordn. 76 ersetzt!)

76. **Cactaceae**, so gut wie ausschliesslich in *Am.!* (da nur *Rhipsalis* in *Afr.* einheimisch), in *Am.* aber in sehr reicher Entwickelung in den Gebieten von Texas, Arizona, Neu-Mexiko, dann durch die Tropenlandschaften hindurch mit neuer reicher Entfaltung in den brasilianischen Campos nach Chile (50 Arten) und Argentinien bis gegen das antarktische Florenreich hin.

80. Loasaceae, vorwiegend *Am.!* (ausserdem wenige *Afr.)*, in *Am.* vorwiegend *al.!* aber ebenso *tr.*, und noch mit reicher Entwickelung (neben Cactaceen) im mittleren Nord-Amerika *br.*

84. *Datiscaceae*, kleine, aus 4 Arten bestehende Ordnung, im Indischen Florenreich *tr.*, ferner im mediterran-orientalischen und mittel-nordamerikanischen Florenreich *br.*, also von unbestimmter Zerstreutheit.

113 Aïzoaceae, mit Ordn. 75 vorwiegend *Afr.!* und hier besonders *al.!*, zugleich aber auch *tr.*, und *br.* ∞, ohne auf Afrika beschränkt zu sein.

114. Nyctagineae, eine überwiegend in *Am.!* vertretene Ordnung, von welcher nur *Pisonia* und *Boerhavia* als 2 grössere Gattungen *tr.* gerontogäisch vorkommen; in *Am.* sind sie vorwiegend *tr.!*, zugleich aber sowohl *al.* als auch *br.*

133. *Pittosporaceae*, eine kleinere überwiegend in *al. Afr.* und *As.* vorkommende, zugleich aber auch *tr.* und *bor.* ∞ vertretene Ordnung.

165. *Lardizabalaceae*, vorwiegend *As.!* und hier theils *tr.* (4 Gattungen im Indischen Florenreich) theis *br.* (4 Gattungen ostasiatisch); ausserdem aber *al.* in *Am.* mit 2 Gattungen im andinen Florenreich.

170. *Schizandraceae*, kleine *tr.* und *br.* Ordnung mit fast alleiniger Beschränkung auf *As.!*, indem 3 Gattungen im Indischen und 2 im ostasiatischen Florenreich vorkommen; ausserdem ist eine der letzteren *br.* in *Am.* (in dem mit Ost-Asien nahe verwandten mittel-nordamerikanischen Florenreich.)

173. Monimiaceae, vorwiegend *tr.* (jenseits des Aequators) und *al.* im amerikanischen Tropenreich, auf den ostafrikanischen Inseln, in Indien und Ost-Australien, dann im andinen Florenreich und auf Neu-Seelan

III. Gymnosperme Ordnungen.

2. **Araucariaceae**, Ordnung von hervorragender Wichtigkeit für die borealen Florenreiche (in Inner-Asien nur —): Trib. *Abietineae*, welche auf den Hochgebirgen kaum den Aequator berührt. Dagegen Trib. *Araucarieae* in den Grenzgebieten von *tr.* und *al. Am.* sowohl als *As.*, und diese Trib. nicht *br.*; dagegen *Cunninghamieae* in *Am.* und *As. br.* — *al.* Es fehlt also die ganze Ordnung in *tr.* und *al. Afr.*, und überall im *tr. Am.* bis Süd-Brasilien und Chile.
3. Cupressaceae, zerstreute Ordnung in den *br.* und *al.* Florenreichen und dort stellenweise von fast hervorragender Bedeutung, dagegen *tr.* fehlend oder nur —.
4. Taxaceae, überwiegend *al.!*, aber auch *br.* gut vertreten, dagegen *tr.* ∞ nur auf den Hochgebirgen, (so dass diese Ordnung fast in die unter § 1 zusammengestellte Kategorie gebracht werden kann).

---

5. Cycadineae, gleichzeitig *tr.* und *al.* in fast gleichmässigem Gewicht, dagegen *br.* gänzlich fehlend; 6 Gattungen *tr.* (in *Afr.*, *As.*, und am meisten *Am.!*), 5 Gattungen *al.* aber nur in *Afr.* und *As.* mit Ausschluss Neu-Seelands.

Zusammenfassung. Es sind also noch zu den in § 1. aufgezählten 92 Ordnungen von allgemeiner oder nahezu allgemeiner Verbreitung in den Florenreichsgruppen hier noch 1 monokotyle, 12 dikotyle und 4 gymnosperme Ordnungen hinzugefügt, welche nicht unter die in erster Linie einer einzelnen Florenreichsgruppe angehörenden Ordnungen gezählt werden können und dabei einen Theil der Continente innerhalb ihrer vorwiegenden Verbreitungssphäre ausschliessen.

Nimmt man die Aufzählungen in § 1. und § 2. zusammen als die der weiter oder ganz allgemein verbreiteten Ordnungen, so ergeben dieselben

	15 monokotyle Ordnungen,	(von der	Gesammtzahl		40)
	90 dikotyle Ordnungen,	(„	„	„	195)
	4 gymnosperme Ordnungen	(„	„	„	5)
Sa.:	109 phanerogame Ordnungen	(„	„	„	240)

§ 3. Die vorwiegend oder ausschliesslich auf eine einzelne Florengruppe, oder auf ein einzelnes Florenreich beschänkten Ordnungen.

Es handelt sich nun um die Charakterisirung der übrig gebliebenen grösseren Zahl (131) phanerogamer Ordnungen, welche in so überwiegender Menge in einer einzelnen Florengruppe vertreten sind, dass die Vorkommnisse in den anderen Florenreichen dagegen fortfallen, indem sie entweder als vorgeschobene Posten der betreffenden hauptsächlich bewohnten Florengruppe gelten, oder als Relicte aus der älteren Erdgeschichte, wo die Lebensbedingungen jener Ordnung in weiterer Ausdehnung vorhanden waren. Diese Ordnungen sind nun also entweder *tropisch*, oder *austral*, oder *boreal*, und sollen nach diesem Gesichtspunkte gegliedert werden; um die Ausschliesslichkeit ihres Charakters, d. h. das Fehlen selbständiger Vertreter in den anderen Florengruppen hervorzuheben, werden hinter dem Namen der betreffenden Ordnungen die Zeichen *tr.!* oder *al.!* oder *br.!* hinzugefügt, während das Fehlen eines solchen Zeichens in dieser Kategorie sub § 3. darauf aufmerksam macht, dass die Ordnung auch ausserhalb der einen Florengruppe selbständige Repräsentanten hat.

Wo im § 1. oder § 2. von den Zeichen *tr.!* *al.!* oder *br.!* Anwendung gemacht war, diente es zur Hervorhebung der überwiegenden Menge von Sippen in einer der Florengruppen; erst hier wird demselben Zeichen der Charakter der Ausschliesslichkeit verliehen.

Manche Ordnungen sind nicht in der ganzen Florengruppe, sondern nur auf einem der Continental-Drittel oder auf zweien derselben vertreten; um in diesen Fällen die Beschränkung strenger Art auszudrücken, wird von den Zeichen *Afr.!* oder *As.!* oder *Am.!* Anwendung gemacht werden, wobei einzelnen Verschlagungen oder zerstreuten Vorkommnissen ausserhalb des angeführten Continentes keine Rechnung getragen wird.

a) Die vorwiegend oder ausschliesslich tropischen Charakter-Ordnungen.

I. Monokotyledone Ordnungen.

2. *Apostasiaceae tr.! As.!* (mit zwei Gattungen im indischen Florenreich.)
3. Zingiberaceae, zugleich *br.* —, dagegen fast völlig fehlend *al.*
4. Musaceae, einzelne hochwichtige Charaktergattungen tropischer Florenreiche enthaltend, zugleich aber auch *Afr. al.* ∞, dagegen *br.* fehlend.
5. Bromeliaceae *Am.!*, von hervorragender Wichtigkeit, selbstverständlich nur unter Anlegung des amerikanischen Maassstabes, wo die Mehrzahl epiphytisch lebt. Es thut dem tropischen Charakter keinen Abbruch, dass einzelne Arten nordwärts in das mittel-nordamerikanische Florenreich vorgeschoben sind; aber es sind 22 Arten chilenisch, theilweise selbständige Repräsentanten, und 2 Arten gehen sogar bis zum Rio Negro in Patagonien.
6. *Rapateaceae tr.! Am.!*
8. Vellosiaceae *(Afr. + Am.)* mit schwächerer Vertretung in *al. Afr.*
12. *Taccaceae tr.!*, 2 Gattungen im indischen, eine im tropisch-amerikanischen Florenreich.
13. *Burmanniaceae*, zugleich *al. Am.*
14. Pontederiaceae *Am.*, selten in *tr. Afr.* und *As.*, die Tropen in Amerika beiderseits bis 40° n. Br. und 30° s. Br. überschreitend.
19. *Roxburghiaceae As.*, zugleich *br.* —
20. Dioscoreaceae, neben der Hauptmasse in den Tropen *al.* ∞ und *br.* —
21. Commelinaceae, ausserhalb der Tropen *al.* — *br.* —
23. *Mayacaceae tr.! Am.!* (eine einzelne Gattung.)
24. Eriocaulaceae, zugleich *al.* ∞, und *br. Am.* —
30. *Flagellariaceae tr.! (Afr. + As.!)*
31. **Phoenicineae**, hervorragende Tropenordnung sowohl in Hinsicht auf den systematischen als physiognomischen Charakter. In letzterer Beziehung sind die Palmen so gut wie exclusiv tropisch, da ihre borealen Repräsentanten nur selten hervorragende Landschaftszüge bilden; doch sind sie als *br.* ∞ zu bezeichnen, dagegen *al.*, — weil die australen Repräsentanten vorgeschobene selbständige Sippen des indischen oder amerikanischen Tropenreiches sind.
32. Cyclanthaceae *tr.! Am.!*
33. Pandanaceae *tr.! (Afr. + As.!)*, hervorragende Ordnung monokotyler Baum- und Strauchformen in den Tropen der östlichen Hemisphäre allein und deren äusserste Grenzen nicht überschreitend.
39. *Triuridineae tr.!* (mit einer Gattung im indischen, 2 im amerikanischen Tropenreich.)

II. Dikotyledone Ordnungen.

14. *Columelliaceae tr.! Am.!* 2 Arten in einer einzigen Gattung der peruanischen Anden.

15. Gesneraceae, zugleich neben der tropischen Hauptmenge *al.* ∞ und *br.* ∞.

16. Bignoniaceae, in den Tropen so sehr mit (theilweise hervorragenden) Repräsentanten überwiegend, dass dagegen die *al.* ∞ und auch in *As.* und *Am.* die *br.* ∞ weniger in Betracht kommen.

20. *Sesamaceae tr.! Afr.!*, allerdings mit 2 Gattungen nach *al. Afr.* eintretend.

34. Apocynaceae, neben der tropischen, in die Waldformationen mit beträchtlichem Gewichte eintretenden Hauptmenge auch zugleich *al.* ∞ und *br.* ∞.

35. Loganiaceae, exclusiver tropisch als vorige Ordnung, doch ebenfalls *al.* ∞ und *br.* —.

41. Myrsinaceae, wie Ordn. 35.

42. Sapotaceae, zugleich *al.* —, und *br.* ∞ in *Am.* und *As.*

43. Diospyraceae, alle 6 Gattungen *tr.*, doch zugleich 3 davon *al. Afr.* und 2 *al. As.*, daher die Ordnung mindestens *al.* ∞ und *br.* —

44. Styracineae *(As. + Am.!)*, zugleich *al.* — und *br.* ∞.

57. *Brexiaceae tr.!* wenige Gattungen fast allein auf das Florenreich der ostafrikanischen Inseln beschränkt, eine in Indien, und eine als tropisches Element in Neu-Seeland.

63. *Chrysobalanaceae*, tropische Baumordnung, zugleich *al. As.* ∞.

70. **Melastomaceae**, Tropenordnung von theilweise *(Am.*, weniger *As.)* hervorragender Bedeutung, zugleich *al.* ∞, aber nicht mit eigenen Vertretern in die borealen Florenreiche ausser an den Berührungsgebieten eintretend.

73. **Rhizophoraceae** *tr.!* und höchstens an den von warmen Strömungen berührten Küsten die Grenzgebiete der Tropen berührend, mit 17 Gattungen für die tropische Seestrandsflora durch Bildung der eigenthümlichen Mangrove-Waldungen von hervorragender Bedeutung.

74. Combretaceae, zugleich *al. As.* und *Afr.* —, *br. Am.* —

78. *Papayaceae tr.! Am.!* (mit nur 2 Gattungen, 24 Arten).

79. *Turneraceae*, vorwiegend *Am.*, ausserdem *Afr.*, ebendort *al.* ∞.

82. *Samydaceae*, vorwiegend *Am.*, ausserdem *al.* ∞.

85. Begoniaceae, *tr.!* (abgesehen von einigen in Ost-Asien nordwärts über die Tropen vorgeschobenen Stationen), in *Afr.* viel seltener als in *Am.* und *As.*, in ganz Australien fehlend.

90. *Olacineae*, zugleich *al. As.* und *Afr.* ∞.

92. *Chailletiaceae tr.!* (abgesehen von einer Art in *al. Afr.*).

93. Salvadoraceae (*As.! + Afr.!*) und dort beiderseits die Tropengrenze überschreitend.

98. Malpighiaceae, theilweise in den Tropen als Lianen und Waldbäume von hervorragender Bedeutung, zugleich *al.* ∞.

99. *Erythroxylaceae tr.! (Am.)*, aber nicht ausschliesslich in *tr. Am.*, sondern auch in allen anderen *tr.* Florenreichen.

100. Meliaceae, zugleich *al.* — und *br.* —

101. Citraceae *(As.)*, aber auch *Afr.* und *Am.* in geringerer Zahl, *br.* —

105. Burseraceae, zugleich *al.*— und *br.*—.
106. Simarubaceae, *al.* fehlend, aber *br.*∞.
108. Zanthoxylaceae, *al.*∞ und *br.*∞ mit Repräsentanten, welche nur mit Schwierigkeit diese Ordnung noch als besonders tropischen Charakters erscheinen lassen.
128. *Balanophoraceae*, zugleich *al.*∞ und *br.*—

---

130. Vochysiaceae } *tr.! Am.!*, von Ordn. 130 fünf, von Ordn. 131 nur zwei
131. *Trigoniaceae* } Gattungen das neotropische Florenreich charakterisirend.
143. Camelliaceae, zwar vorwiegend tropisch, doch zugleich *al.*— und besonders *br.*∞ im ostasiatischen Florenreich mit Repräsentanten, welche die Ordnung ähnlich den Lauraceen fast als in die Kategorie 1 gehörig erscheinen lässt.
144. *Marcgraviaceae tr.! Am.!* (mit nur etwa 25 Arten).
146. Clusiaceae *tr.!* (fast ohne Ausnahme) und von charakteristischer Bedeutung für die Tropenflora, am zahlreichsten in *Am.*, weniger in *As.*, selten in *Afr.*
149. Dipterocarpaceae *tr.! (As.! + Afr.)*, mit etwa 200 Arten im indischen Florenreich und nur 3 im tropischen Afrika.
150. *Chlaenaceae tr.! Afr.!* und zwar nur 8 Arten auf Madagaskar beschränkt.
151. *Ochnaceae*, überwiegend in *tr. Am.*, doch auch *Afr.* und dort *al.*∞.
152. Bixaceae, zugleich *al.*∞.
159. *Nepenthaceae*, *tr.! (As.! + Afr.)*, nur 1 Gattung von Madagaskar über Ceylon nach Borneo reichend.
169. Anonaceae, tropische Charakterordnung, zugleich aber *al.*∞ und *br.*—

---

171. Myristicaceae *tr.! (As. + Am.)*.
179. **Moraceae**, als Charakterordnung nur den Tropen, zumal mit der Unterordnung *Artocarpinae* und der Hauptmenge der Gattung *Ficus* angehörig, doch neben dieser überwiegenden tropischen Vertretung mit einzelnen Gattungen und Arten zugleich *al.*∞ und *br.*∞, so dass diese Ordnung fast mit gleichem Rechte wie die Lauraceen zu der Kategorie § 1, oder letztere zu der tropischen Kategorie gerechnet werden könnte.
181. **Piperaceae**, grosse tropische Charakterordnung, zugleich *al.*∞
182. *Chloranthaceae*, zugleich *al.*— und *br.*— (mit je einer von 3 Gattungen).
184. *Podostemaceae*, zugleich *al.*— und *br.*—
185. *Batidineae Am.!*, eine Art von Brasilien bis Florida, Californien und den Sandwich-Inseln.
197. *Lacistemaceae tr.! Am.!* (16 Arten).
195. *Balanopideae As.!*, 6 Arten in Neu-Caledonien, 1 *al.* in Queensland.

III. Gymnosperme Ordnungen.

1. Gnetaceae, in 3 Gattungen vorwiegend tropisch, unter diesen *Welwitschia* als merkwürdigster Repräsentant im südwestlichen Theile *tr. Afr.*, zugleich aber eine Gattung *al.*∞ und *br.*∞ *(Ephedra)*, so dass auch diese Ordnung fast mit gleichem Rechte wie manche andere in die Kategorie des § 1 zu rechnen sein würde.

Zusammenfassung. Die Zahl der hier genannten tropischen Charakterordnungen beträgt also:
19 monokotyle Ordnungen von 40 in Gesammtzahl.
10 dikotyle gamopetale Ordnungen von 49 in Gesammtzahl.
9 — choripetale calycifl. Ordnungen von 40 in Gesammtzahl,
11 — disciflore etc. Ordnungen von 39 in Gesammtzahl.
11 — choripetale thalamifl. Ordnungen von 42 in Gesammtzahl.
8 — monochlamydeische Ordnungen von 25 in Gesammtzahl.
1 gymnosperme Ordnung von 5 in Gesammtzahl.
Sa.: 69 Ordnungen von 240 phanerogamen Ordnungen.

Diese Gesammtzahl bildet die grössere Hälfte der nach Abzug von 109 Ordnungen, welche nicht ihre hauptsächliche Heimat in nur einer einzigen Florengruppe haben, übrig gebliebenen 131 Ordnungen, und besonders auffällig ist dabei die grosse Zahl monokotyler Tropenordnungen, welche beinahe die Hälfte der Gesammtzahl von Monokotylen überhaupt bilden, wogegen besonders die gamopetalen und calycifloren Dikotylen verhältnissmässig wenig tropische Eigenthümlichkeiten aufzuweisen haben.

Von diesen 69 tropischen Charakterordnungen sind aber nur 25 ausschliesslich, oder so gut wie ausschliesslich, tropisch, während die übrigen 44 theils in den australen, theils (und weniger) in den borealen Florenreichen bemerkenswerthe und bisweilen bedeutende Vertretung besitzen.

Sodann ist noch bemerkenswerth, dass von diesen 69 Tropenordnungen sich 24 entweder auf die Tropen der Alten Welt oder im grösseren Theile auf die von Amerika beschränken. So gross auch diese Zahl ist, so geht doch daraus andererseits hervor, dass immerhin noch die Gemeinsamkeiten in der Tropenflora der Alten und Neuen Welt weit grösser sind ($\frac{2}{3}$ der Charakterordnungen) als deren ausschliessliche Eigenthümlichkeiten ($\frac{1}{3}$ der Charakterordnungen); dazu ist dann noch zu bemerken, dass unter den im § 1 aufgeführten 92 Ordnungen sich sehr viele befinden, welche innerhalb der Tropen ihre stärkste Entwicklung haben und daher für die Tropen Charaktere zweiten Grades liefern; diese pflegen aber in Afrika, Asien (oder in einem dieser Continentaldrittel) und in Amerika gleichmässig verbreitet zu sein.

Es ist also, was für die primäre Eintheilung der Erde und Zusammenfassung der Florenreiche nach grossen Florengruppen von Wichtigkeit ist, die Trennung zwischen Tropenfloren und den nördlich oder südlich angrenzenden Floren anderen Charakters viel grösser, als die Trennung zwischen den gerontogäischen und amerikanischen Tropen.

b) Die vorwiegend oder ausschliesslich australen Charakter-Ordnungen.

I. Monokotyledone Ordnungen.

7. Haemodoraceae, besonders stark in *As.*, zugleich aber *tr.* ∞ und *br.* ∞.
10. *Hypoxidineae*, zugleich *tr.* ∞ und *br.* —.
15. *Gilliesiaceae, al.! Am.!* (3 Gattungen im andinen Florenreich).
25. Restiaceae, *al.!* und fast nur in *Afr.* + *As.!*, da 12 australafrikanischen und 12 australasischen (2 neuseeländischen) Gattungen nur eine andine gegenübersteht, und ebenso nur eine in das indische Tropenreich vordringt.
26. *Centrolepidineae, al.!* überwiegend in *As.*, aber daneben auch — *Am.*

II. Dicotyledone Ordnungen.

4. *Calyceraceae, al.! Am.!* (mit 3 Gattungen, eine nach Brasilien eintretend).
11. Stylidiaceae, zwar überwiegend *al.* und hier besonders in *As.*, weit weniger in *Am.*, aber auch *tr. As.* ∞; *br.* fehlend.
12. Goodeniaceae, überwiegend und stark vertreten nur *al. As.*, aber daneben auch *tr. As.* + *Afr.; br.* fehlend.
13. *Brunoniaceae al.! As.!* (eine einzelne, auch in geographischer Beziehung sich an die vorigen 2 Ordnungen anschliessende Art.)
22. Selagineae, mit vollständig verschiedener Verbreitung der beiden Unterordnungen, indem die hauptsächliche Menge *(Selaginae)* rein *al. Afr.* ist mit Ausnahme der *br.* Gattung *Lagotis*, die kleinere Unterordnung *Globularinae* dagegen *br.*
23. Myoporaceae, in ihrer Hauptmasse *al. As.*, daneben aber auch *al. Afr.* und *tr.* —.
30. *Nolanaceae al.! Am.!* (7 Gattungen im andinen Florenreich.)
45. Epacridineae *al.! As.!* mit wenigen Ausnahmen, indem von den 26 Gattungen 4 in das indische Florenreich eintreten und ausserdem eine Gattung im antarktischen Amerika ihre Heimat hat.

---

54. Bruniaceae *al.! Afr.!* mit allen 10 Gattungen, von denen wenige die engen Grenzen des australafrikanischen Florenreichs überschreiten.
58. *Cephalotaceae al.! As.!* eine monotypische Gattung allein im westlichen Theil des australasischen Florenreiches.
68. *Oliniaceae Afr.!* und fast nur *al.*, dagegen *tr.* ∞ mit der in Madagaskar einheimischen Gattung *Myrrhinium.*
88. *Penaeaceae al.! Afr.!* mit allen 20 Arten.
89. **Proteaceae,** grosse und charakteristische australe Ordnung, in grösster Menge im australasischen Florenreich *(Banksia, Grevillea, Dryandra* etc.) verbreitet, mit einer neuen, in Gattungen und Arten gänzlich verschiedenen Menge in Süd-Afrika und hier fast allein im Gebiet des südwestlichen Caplandes *(Protea, Leucadendron* etc.), in viel geringerer Menge im andinen Florenreich. Ausserdem aber in mehreren Florenreichen *tr.* ∞, dagegen in den borealen durchaus fehlend. — (Vergl. die ausführlicheren Darlegungen oben pag. 217—218.)

---

103. Rutaceae, eine in *al. Afr.* und *al. As.* hervorragende Ordnung und in beiden Florenreichen mit verschiedenen Tribus auftretend, zugleich aber auch *tr.* ∞ und *br.* ∞ mit der Unterordnung *Diosminae.*

---

132. *Tremandraceae, al.! As.!* mit nur 17 Arten im australasischen Florenreich.
137. *Tropaeolaceae, al.! Am.!* mit ca. 35 Arten einer formenreichen Hauptgattung im andinen Florenreich.

---

191. Casuarinaceae, *As.!* und fast nur *al.!*, obgleich allerdings sogar eine Art das ostafrikanische Tropenreich berührt und mehrere Arten sich unter die tropisch-indische Flora mischen.

Zusammenfassung. Die Zahl der hier aufgeführten australen Charakterordnungen beträgt also:

5 monokotyle Ordnungen von 40 in Gesammtzahl.
8 dikotyle gamopetale Ordnungen von 49 in Gesammtzahl,
5 choripetale calyciflore Ordnungen von 40 in Gesammtzahl,
1 choripetale disciflore Ordnung von 39 in Gesammtzahl,
2 choripetale thalamiflore Ordnungen von 42 in Gesammtzahl,
1 monochlamydeische Ordnung von 25 in Gesammtzahl,
— gymnosperme Ordnungen von 5 in Gesammtzahl.
Sa.: 22 Ordnungen von 240 phanerogamen Ordnungen.

Das bemerkenswertheste in der Verbreitung dieser australen Ordnungen liegt darin, dass weitaus die meisten, zumal unter den durch ein I ausgezeichneten Charakterordnungen, entweder nur die westliche oder nur die östliche Halbkugel der Erde auszeichnen, und auch auf der letzteren am häufigsten nur entweder *al. Afr.* oder *al. As.;* sind sie gemeinschaftlich, so pflegen die Unterordnungen oder Tribus schärfer, als es bei den tropischen Ordnungen der Fall war, nach Continenten gesondert zu sein.

Einige australe Ordnungen sind zwar mehr indifferent, diese sind dann aber gewöhnlich auch gleichzeitig in den Tropen verbreitet; einige haben ausnahmsweise gleichzeitig besondere boreale Repräsentanten.

Daraus geht also hervor, dass gerade in den auf die australe Florengruppe beschränkten Ordnungen, welche sehr häufig aus einer oder wenigen artenreichen oder sogar aus artenarmen Gattungen bestehen, zugleich austral-continentale Besonderheiten für die drei Erddrittel *Afr.*, *As.* und *Am.* liegen, wobei aber Neu-Seeland kaum etwas Besonderes für sich beansprucht.[1] Das antarktische Florenreich hat keine besondere Ordnung für sich allein, welche von ihm aus in die austral-subtropischen Florenreiche gemeinsam weiter verbreitet wäre und dadurch neue gemeinsame Charaktere brächte, wie es die so starke Wirkung des mächtig entwickelten nordischen Florenreiches für die borealen Charaktere mit sich gebracht hat.

Man könnte unter diesen Umständen fragen, was denn von gemeinsamen Charakteren der australen Florenreiche übrig bleibt, wenn die an sich nicht sehr grosse Zahl australer Ordnungen nach Continenten gesondert auftritt. Die gemeinsamen Charaktere hat man bei dieser Frage in denselben Ordnungen vom Standpunkte der repräsentativen Ergänzung zu suchen. Das will heissen: eine grosse Zahl von Ordnungen ist überhaupt in den australen Florenreichen gemeinsam verbreitet, aber nicht charakteristisch im ersten Grade, weil sie zugleich auch boreal oder noch häufiger tropisch oder ganz allgemein verbreitet sind. Indem nun aber, aus der alten (gemeinsamen) Tropenflora ausgeschieden, an dieser Stelle diese, an jener eine andere besondere Ordnung sich herausgebildet und mehr oder weniger formenreich sich entwickelt hat, auch wohl mit wenigen Auswanderern die benachbarten australen Continente erreichte, sind repräsentative Charaktere zur Ausbildung gekommen, deren Veranlassung eine gemeinsame gewesen ist. Vielleicht sind dabei auch die gemeinsamen Ordnungen, wie Proteaceen und Rutaceen, polyphyletischer Entwickelung. —

Es ist noch hinzuzufügen, dass die borealen Florenreiche ganz ähnliche Charaktere continentaler Abgeschlossenheit haben würden und auch wirklich neben anderen gemeinsamen besitzen, wenn nicht das nordische Florenreich zur Entfaltung eigener, die borealen Florenreiche bis zu den Subtropen hin bevölkernder und dadurch verbindender Ordnungen oder Tribus geführt hätte.

---

[1] Vergl. oben, pag. 448.

c) Die vorwiegend oder ausschliesslich borealen Charakter-Ordnungen.

I. Monocotyledone Ordnungen.

34. *Typhaceae*, kleine aus nur 2 sehr verschiedenen (und vielleicht als eigene Ordnungen aufzufassenden) Gattungen bestehende Ordnung von weiter Zerstreutheit in den gemässigten Erdstrichen, wo auch in *al. Afr.* und *As.* die borealen Arten sich wiederfinden, augenscheinlich mit der den Wassergewächsen eigenen weiten Verbreitungsweise.

II. Dicotyledone Ordnungen.

1. Lactucaceae, der kleinere Granttheil der Compositen, der unzweifelhaft als ein borealer Charakter aufzufassen ist, zugleich aber auch *al.* ∞ und *tr.* —
5. Dipsaceae, *Afr.!* + *As.*, und zwar hier fast rein *br.*; *tr.* — und *al.* —
7. Loniceraceae, nicht unwichtige boreale Charakterordnung mit circumpolarer Verbreitung, dagegen auch zugleich in *Am.* + *As. tr.* ∞ und *al.* ∞
18. *Orobanchaceae, br.* weit verbreitet, *tr.* ∞ in *Am.* und *Afr.*, *al.* ∞
27. Hydrophyllaceae, fast nur *Am.!* und hier auch *tr.* — und *al.* ∞, zugleich auf den Sandwich-Inseln ∞.
39. Plumbagineae, Ordnung von borealem Charakter in 6 Gattungen, obwohl zugleich von den 8 Gattungen der ganzen Ordnung 5 *tr.* und 3 *al.* sind.
40. **Primulaceae,** Ordnung von hervorragender Wichtigkeit nur für das nordische Florenreich und die ihm zugehörigen südlicheren Hochgebirgsregionen, zugleich aber auch *tr.* — und *al.* ∞ besonders mit 8 Gattungen im andinen und mit 3 im australasischen Florenreich von nicht borealem Typus. Darnach tritt diese Ordnungen fast wie *Ribesiaceae* in die Kategorie des § 2, doch ist das bei den boreal-alpin am stärksten entwickelten Ordnungen eine häufigere und auf erleichterte Wanderung zurückzuführende Thatsache.
46. *Diapensiaceae, br.!* in *Am.!* und *As. or.!* mit einer circumpolar-arktischen Art.
48. Pyrolaceae, *br.!* mit 11 Gattungen resp. Untergattungen.
49. *Lennoaceae, Am.!* im mittleren nordamerikanischen Florenreich und zugleich im mexikanischen Gebiete der nördlichen Tropen.

---

53. *Hamamelideae*, hauptsächlich zwar *br.* (9 Gattungen), doch immerhin durch Verbreitung von 5 Gattungen im indischen Florenreich auch *tr.* ∞, und in *al. Afr.* —
60. *Platanaceae*, monotypische Ordnung *br.!* im mittel-nordamerikanischen und im orientalischen Florenreich.
61. **Rosaceae,** in den *br.* Florenreichen sehr wichtige Charakterordnung, einzelne Tribus von hervorragender Wichtigkeit auch für das nordische Florenreich, zugleich aber *tr.* — und *al.* ∞
62. Amygdalaceae, die vorige Ordnung ergänzend, aber *al.* fehlend.
72. *Trapaceae*, monotypische Ordnung von der weiten Verbreitung der Wassergewächse und daher *tr.* —, dagegen *al.* fehlend.
87. Elaeagnaceae, zerstreut in *br. Am.* und *As.*, in *As.* zugleich *tr.* —, aber *al.* fehlend.

111. *Empetraceae,* drei *br.!* Gattungen mit circumpolarer Verbreitung der Namen gebenden, welche gleichzeitig im antarktischen Florenreich *al.* — vorkommt; sonst fehlend.

112. *Callitrichaceae,* monotypische Ordnung von der gewöhnlichen weiteren Verbreitung temperirter Wassergewächse, daher *al.* ∞

116. *Thelygonaceae, br.! Afr.!* mit einer einzigen Art im mediterran-orientalischen Florenreich.

117. **Dianthaceae,** }
118. Paronychiaceae, } beide nahe verwandte Ordnungen sehr gleichmässig in ihrer Verbreitung, indem sie *br.* von hervorragender Wichtigkeit zugleich *tr.* — und *al.* ∞ vorkommen; auch Ordn. 117 ist in den wärmeren *br.* Gebieten am stärksten vertreten, aber auch in weiter Verbreitung arktisch-circumpolar.

139. *Limnanthaceae, br.! Am.!* (mit nur 4 Arten im mittel-nordamerikanischen Florenreich.)

153. *Resedaceae, Afr.!* und zwar alle *br.!* mit Ausnahme von 3 Arten im Caplande; einige Arten in das ost- und mitteleuropäische Gebiet hinein verbreitet.

155. Cistaceae, in grösster Menge *br. Afr.* und hier besonders im atlantischen Gebiete, wenige *br. Am.*, ausserdem *al.* —

156. Tamariscineae, *br.!* und zwar *As.* + *Afr.!*, besonders stark vertreten im innerasiatischen Florenreich und den sich anschliessenden Wüstensteppen Afrika's; *Tamarix orientalis* auch zum Cap verbreitet.

158. *Sarraceniaceae, Am.!* und mit Ausnahme einer *tr.* Art *(Heliamphora)* alle *br.* mit 2 Gattungen im atlantischen und pacifischen Nord-Amerika.

162. *Fumariaceae br.!* mit Ausnahme einiger Arten in *al. Afr.*

163. Papaveraceae, zugleich *tr.* — und *al.* —

164. Berberidineae, alle 12 Gattungen *br.!*, und ihre Hauptmenge im ostasiatischen und mittel-nordamerikanischen Florenreich, ausserdem die Gattung *Berberis* selbst zugleich *al.* im andinen Florenreich.

167. **Ranunculaceae,** für die *br.* Florenreiche eine hervorragende Ordnung, in einigen Gattungen besonders vorherrschend im nordischen Florenreich; nur Ausnahmen einiger Gattungen *tr.*, — dagegen *al.* ∞, indem in allen australen Florenreichen neue Arten borealer Gattungen und selbständige Sippen auftreten; so in Australasien 4 Gattungen, ebensoviel in Neu-Seeland mit 23 endemischen Arten von *Ranunculus,* und im andinen Florenreich 6 Gattungen.

---

174. *Calycanthaceae br.!* mit einer Gattung im ostasiatischen, einer zweiten im mittel-nordamerikanischen Florenreich.

177. *Cannabineae br.!* mit 2 Gattungen im innerasiatischen und nordischen Florenreich.

180. *Saururaceae br.* mit 2 Gattungen im ostasiatischen und mittel-nordamerikanischen Florenreich. Angegeben wird eine dritte (?) Gattung von Juan Fernandez.

186. *Leitneriaceae, br.! Am.!* mit 2 Arten in Florida und Texas.

188. Salicineae, für alle borealen Florenreiche eine hervorragende Ordnung, besonders mit vielen halbstrauchartigen Vertretern arktisch-alpin, ausserhalb dieser Florenreiche selten mit einzelnen selbständigen Arten sowohl in Columbia und Chile als am Orange-Fluss; daher *tr.* — und *al.* —

189. Juglandineae, baumbildende Ordnung mit 4 Gattungen in den borealen Florenreichen (ausgenommen nordisches Florenreich und Inner-Asien) zerstreut, aber von da mit 2 Gattungen in die Tropenreiche von Indien und Amerika eintretend, daher *tr.* ∞

192. Betulaceae, für die borealen Florenreiche vielfach hervorragende Ordnung durch Mitbetheiligung an dem Waldwuchs, zugleich aber eine Gattung im andinen Florenreich vertreten.

193. Corylaceae *br.!* mit 4 Gattungen.

194. **Fagaceae,** Ordnung aus nur 4 Gattungen, von denen allerdings nur *Quercus* sehr formenreich auftritt, aber dennoch alle pflanzengeographisch von hervorragender Wichtigkeit durch ihren Antheil an der Zusammensetzung der borealen Wälder; aus diesen *br.* Florenreichen tritt *Quercus* zugleich in *tr. As.*, weniger in *tr. Am.* ein, und *Fagus* ist zugleich mit Ueberspringung der Tropen *al.* in allen Florenreichen ausgenommen Süd-Afrika; daher ist die Ordnung (mit Ausnahme von *Afr.*) *tr.* ∞ und *al.* ∞ und wäre fast mit demselben Rechte zu den in § 1 zusammengestellten Ordnungen zu zählen, wenn sie nicht ausserhalb der borealen Reiche zu fragmentarisch aufträte.

Zusammenfassung. Die Zahl der hier aufgeführten borealen Charakterordnungen beträgt also:

1 monokotyle Ordnung von 40 in Gesammtzahl,
10 dikotyle gamopetale Ordnungen von 49 in Gesammtzahl,
6 choripetale calyciflore Ordnungen von 40 in Gesammtzahl,
5 disciflore und cyclosperme Ordnungen von 39 in Gesammtzahl,
9 choripetale thalamiflore Ordnungen von 42 in Gesammtzahl,
9 monochlamydeische Ordnungen von 25 in Gesammtzahl,
— gymnosperme Ordnungen von 5 in Gesammtzahl.
Sa.: 40 Ordnungen von 240 phanerogamen Ordnungen.

Im Vergleich mit den tropischen und australen Charakterordnungen sind in dieser letzten Gruppe sehr viel weniger durch ein ! als specifisch boreal ausgezeichnete, weil von einer grossen Anzahl immer einzelne Vertreter zerstreut in anderen, zumal den australen Florenreichen vorkommen, und unter den letzteren zeichnet sich wiederum das andine durch den grösseren Besitz borealer Sippen aus. Sodann ist bemerkenswerth, dass wiederum eine geringere Zahl von Ordnungen als in den beiden vorigen Gruppen nur einem der Continentaldrittel angehört, und dass hier eine ganz andere Vertheilungsweise in den Fällen engerer Beschränkung stattfindet. Es stehen sich nämlich besonders Afrika mit dem zu diesem Continentaldrittel zugehörigen Süd-Europa einerseits, und die beiden Florenreiche Ost-Asien und mittleres Nord-Amerika andrerseits gegenüber, während allerdings in seltneren Fällen (wie bei Ordnung 60) auch verbindende Züge in den beiden Florenreichen des Orients und des mittleren Nord-Amerika's vorhanden sind.

Eine Reihe borealer Ordnungen endlich besteht aus solchen, welche in hervorragender Weise an der Zusammensetzung der Flora des nordischen Florenreichs betheiligt sind und dadurch allein ihren hervorragenden Charakter und ihre gleichmässige Verbreitung über die südlicheren Hochgebirge und darüber hinaus erhalten haben, während gerade das antarktische Florenreich keine so umändernde Rolle für die übrigen australen Florenreiche erlangt hat.

Endresultat. Obgleich die Zählungen nach gesonderten Kategorien ihre Uebelstände haben, indem die Grenzen zwischen denselben schwierig aufrecht zu halten sind und es manche Ordnungen giebt, welche mit beinahe gleichem Recht in zwei verschiedene Kategorien gebracht werden, so sind dies doch nur jede schematische Eintheilung begleitende Uebelstände, und es lässt sich dennoch in einer schliesslichen Zusammenstellung ein Ueberblick über die Vertheilungsweise der Ordnungen nach grossen Ländergruppen von ziemlicher Richtigkeit gewinnen.

Es zerfallen demnach die unterschiedenen, allerdings an Grösse und geographischer Bedeutung höchst ungleichen 240 phanerogamen Ordnungen in Rücksicht auf ihr Vorkommen in den hauptsächlich zu trennenden Florengruppen in folgende Kategorien, wobei Abtheilung 1, wie es immer bei der Zusammenfassung geschah, die Monokotylen, Abtheilung 2 von den Dikotylen die Gamopetalen, 3 die Calycifloren, 4 die Disciflorea und Cyclospermen etc., 5 die Thalamifloren, 6 die Monochlamydeen, und endlich 7 die Gymnospermen bedeutet:

Kategorien von § 1, § 2 und § 3.	1	2	3	4	5	6	7	Summa
§ 1. Allgemein verbreitete Ordnungen	14	20	15	20	17	6	—	92
§ 2. Nicht so allgemein verbreitete Ordnungen mehrerer Florengruppen	1	1	5	2	3	1	4	17
§ 3. a) Tropische Charakterordnungen	19	10	9	11	11	8	1	69
§ 3. b) Australe Charakterordnungen	5	8	5	1	2	1	—	22
§ 3. c) Boreale Charakterordnungen	1	10	6	5	9	9	—	40
Sa.:	40	49	40	39	42	25	5	240

Es ergiebt der Vergleich, dass nach den allgemeiner verbreiteten Ordnungen die Tropenflora die grösste Zahl von Charakterordnungen für sich hat, obwohl die specielle Aufzählung lehrte, dass viele derselben nicht ausschliesslich den Tropen angehören; ihre Gegenwart in den australen oder borealen Florenreichen ist aber als die des tropischen Florenelements aufzufassen, und sie entspricht den eingangs geschilderten Florenvermischungen durch Wanderung oder durch Ueberbleibsel aus älterer Zeit, welche ein Nebenelement der Flora in dem neuen oder fremdartigen Hauptelemente bilden.

Diese Anschauung ist wohl als ein kleiner Rest richtig festgestellter Erklärungen aus der viel umfangreicheren und den Thatsachen nicht entsprechenden Hypothese von Ettingshausen, welche oben (pag. 193) weitläufiger besprochen wurde, anzuerkennen; doch ist dabei zu bemerken, dass nach unserer Anschauung diese Heraussonderung eigener Floren und Entwicklung eigener Sippen sogar vom Ordnungsrange viel früher geschah, als in den auf das jüngste Tertiär folgenden Umwälzungsperioden der Erde; die Tertiärperiode selbst muss in langsamer Entwickelung diese gesondert auftretenden Sippen zur Entwickelung gebracht haben, und allerdings sind bei deren vorschreitender Ausbreitung und formenreichen Entfaltung andere Sippen in Rückstand getreten oder gänzlich geschwunden.

Es ist immer daran zu erinnern, dass hier nur von den Sippen im Ordnungsrange die Rede war, gelegentlich von Unterordnungen und Tribus; wie viel schärfer sich die Contraste gegenüber stehen, wenn wir die Untersuchung auf die Sippen vom festen Gattungsrange ausdehnen, versteht sich aus allen gemachten Andeutungen von selbst, und es ist oft gesagt, dass der eigentliche Charakter der einzelnen Florenreiche in dem vorwiegenden Besitz eigener Gattungen liege, welche nur als Nebenelemente in den der Vermischung und Wanderung günstig gelegenen Nachbarflorenreichen auftreten.

Dies auch nur an einem einzigen Florenreiche durchzuführen, seine Gattungen zu sondern von den fremden beigemischten Sippen, ist bisher noch nie versucht; auch sind ja nur zufällig Floren in dem Umfange eines natürlichen Florenreiches geschrieben. Ich behalte es späteren, allerdings auf Jahre auszudehnenden Studien vor, eine solche Untersuchung über das Nordische Florenreich zu entwickeln. —

Von einem anderen hohen Interesse ist es dann noch, diejenigen Ordnungen zusammenzustellen, welche aus allen Florenreichsgruppen einem der Continentaldrittel mit zugehörigen Inseln ausschliesslich oder vorwiegend eigenthümlich sind. Indem das afrikanische Continentaldrittel wiederum vorwärts über das ganze mediterran-orientalische Florenreich ausgedehnt wird, und indem von dem ! Zeichen wiederum zur Hervorhebung der so gut wie ausnahmslosen Ausschliesslichkeit Anwendung gemacht wird, und indem die zwei Drittheilen gemeinsamen Ordnungen in beide gemeinschaftlich gesetzt werden (aber ohne das Zeichen !), erhält man folgende Tabelle:

Afrika.	Asien.	Amerika.
	Apostasiaceae !	Bromeliaceae !
		Rapateaceae !
Vellosiaceae		Vellosiaceae
	Philydraceae !	(Pontederiaceae)
	Roxburghiaceae.	Gilliesiaceae !
Restiaceae	Restiaceae.	Mayacaceae !
	(Centrolepidineae.)	
Flagellariaceae	Flagellariaceae.	
Pandanaceae	Pandanaceae	Cyclanthaceae !
		Ambrosiaceae.
Dipsaceae	Dipsaceae.	Calyceraceae !
	Stylidiaceae	Stylidiaceae.
(Goodeniaceae)	Goodeniaceae.	
Sesamaceae !	Brunoniaceae.	Columelliaceae !
Selagineae.	Myoporaceae.	Hydrophyllaceae.
		Polemoniaceae.
		Nolanaceae !
	Styracineae.	Styracineae.
	Epacridineae !	Lennoaceae !
Bruniaceae !	Cephalotaceae !	
Oliniaceae !		Papayaceae !
Mesembryaceae.		Cactaceae !
Turneraceae		Turneraceae.
Penaeaceae !	(Datiscaceae.)	(Loasaceae.)
Salvadoraceae	(Salvadoraceae.)	
(Rutaceae	Rutaceae.)	
	Stackhousiaceae !	
(Aizoaceae.)		(Nyctagineae.)
Thelygonaceae !		Vochysiaceae !
	Tremandraceae !	Trigoniaceae !
		Tropaeolaceae !
		Limnanthaceae !
(Dipterocarpaceae)	Dipterocarpaceae.	Marcgraviaceae !
Chlaenaceae !		
Resedaceae !		
Cistaceae		(Cistaceae.)
(Nepenthaceae)	Nepenthaceae.	Sarraceniaceae !
	(Schizandraceae.)	
		Batidineae.
		Leitneriaceae !
	Casuarinaceae.	Lacistemaceae !
	Balanopideae !	

Es sind also hier 64 von der Gesammtzahl 240 phanerogamer Ordnungen aufgeführt, welche vorwiegend oder ausschliesslich einem oder zwei Continentaldritttheilen der Erde angehören; von diesen sind

unter Afrika aufgeführt 22 Ordn., aber 12 die zugleich noch asiatisch oder amerikanisch sind,

unter Asien aufgeführt 25 Ordn., aber 11 die zugleich noch afrikanisch oder amerikanisch sind.

unter Amerika aufgeführt 31 Ordn., aber 5 die zugleich noch afrikanisch oder asiatisch sind.

Im Ganzen sind also 50 Ordnungen auf nur einen Continentaldrittheil, entweder Afrika, oder Asien, oder Amerika, immer mit Ausschluss des circumpolar sich erstreckenden nordischen Florenreichs beschränkt und hier in den borealen Subtropen, oder in den Tropen, oder in den australen Subtropen verbreitet; von diesen Ordnungen kommt der grössere Antheil (26 Ordnungen) auf Amerika allein, 24 Ordnungen auf die Tropen und Subtropen der Alten Welt zusammengenommen.

Von diesen 64 Ordnungen spielen nicht sehr viele eine erheblichere Rolle in der Gesammtflora ihrer Länder, nämlich die Bromeliaceen in Amerika, die Pandanaceen in den gerontogäischen Tropen, vielleicht noch die Restiaceen in den gerontogäischen Australfloren unter den Monocotyledonen, die Stylidiaceen und Epacridineen in Australasien, die Mesembryaceen in Australafrika, die Cactaceen im ganzen tropischen und besonders subtropischen Amerika, die Rutaceen in den australen Florenreichen der Alten Welt, die Dipterocarpaceen in Indien, und noch die Cistaceen im borealen Afrika unter den Dicotyledonen; Gymnospermen gehören überhaupt nicht hierher.

Vergleichen wir die Zahlen der für die Continentaldritttheile charakteristischen Ordnungen (pag. 478) angegebenen für die einzelnen Florenreichsgruppen, so finden wir die letzteren erheblich grösser, zumal die der tropischen Charakterordnungen. Es geht also daraus hervor, dass unter Anlegung des Maasstabes vom Besitz eigenthümlicher Ordnungen eine schärfere Scheidelinie zwischen den tropischen, australen und borealen Florenreichen hindurchgeht, als zwischen Afrika, Asien und Amerika innerhalb deren Tropen und Subtropen. Dieses Urtheil wird durch die Vertheilungsweise der Unterordnungen, Tribus und grossen Gattungsgruppen auch in den 92 Ordnungen von allgemeinerer Verbreitung, auf welche hier näher einzugehen der Raum verbietet, durchaus bestätigt, ja es fallen alsdann die borealen, tropischen und australen Unterschiede noch um so mehr auf, als ja diese 92 allgemeiner verbreiteten Ordnungen in den meisten Florenreichen die Hauptcontingente der Flora zu stellen pflegen (z. B. Gräser und Cyperaceen, Orchideen, Asteraceen und Rubiaceen etc.), während sie als »weiter verbreitete« in dieser die Ordnungen betreffenden Untersuchung nicht aufzuführen waren.

Indem also zunächst eine Dreitheilung der Erde durch Linien, welche mit Breitenkreisen annähernd zusammenfallen, vollzogen wird, und hernach eine zweite Dreitheilung der Erde durch meridionale, in den Oceanen mitten zwischen die grossen Continente fallende Linien senkrecht auf den ersteren, wird die ganze Masse von Ländern und Inseln in 9 Theile zerschnitten, welche schon aus der Vertheilungsweise der Ordnungen sich als die Kernpunkte von ebensoviel Florenreichen zeigen. Dass die Zahl der hier (und früher in den »Florenreichen«) angenommenen Reiche grösser ist, nämlich 14 beträgt, beruht darauf, dass diese angedeuteten Hauptschnitte noch längst nicht alle sich entwickelt habenden Florenverhältnisse völlig scheiden. Nämlich zunächst ist sowohl im höheren Norden als im Süden ein neuer, einem Breitenkreise annähernd parallel laufender Schnitt hinzuzufügen, der je ein neues eigenartiges Florenreich, das eine vom borealen und das andere vom australen Charakter, hinzugefügt hat, in welchem alle Reste alter Tropenflora durch die neuen Florenelemente der jüngeren Tertiärperiode in höheren Breiten ersetzt sind; es sind dies das »Nordische« und das »Antarktische Florenreich«. Hierdurch erhöht sich die Zahl von 9 auf 11; die noch fehlenden drei Florenreiche kommen aber auf die Weise heraus, dass unter den borealen Gebieten in der Alten Welt Inner-Asien als ein besonderes Reich abzutrennen ist, während Ost-Asien das eigentliche subtropisch-boreale Anschlussreich an die asiatischen Tropen darstellt; dass ferner die afrikanischen Tropen ausser dem grossen Continentalreich das kleinere ostafrikanische Inselreich umfassen, und dass endlich Neu-Seeland, wie oben (pag. 449) ausführlicher besprochen wurde, in eigenthümlicher Mittelstellung seiner Charaktere zu einem, allerdings auf endemische Gattungen nur recht schwach gestützten Convenienz-Florenreich gemacht werden musste, wenn man nicht die der Tropenflora verwandten Bestandtheile seiner Flora als indisch, einige andere Elemente als australisch, und endlich das Hauptelement der Südinsel und der Hochgebirge als antarktisch bezeichnen will, wie es vom analytischen Standpunkt der Pflanzengeographie wohl zu billigen ist.

So erscheint bei der, auf die gesonderte Entwicklung eigener Sippen von hohem systematischen Range gestützten Florenreichs-Eintheilung der Erde ein ganz anderes Bild, als es die gewöhnliche Erdeintheilung liefert, indem beim Nordpol beginnend zunächst die nördlichen Gebiete aller Continente zu einem einzigen, gemeinschaftlichen Florenreich verschmolzen werden, der dann noch übrige Theil Süd-Europa's floristisch als nördliche Fortsetzung Afrika's mit Anschluss von Arabien und West-Asien zu betrachten ist, und ebenso Australien nebst Neu-Seeland nicht im Range eines fünften Continents, sondern als südliche Fortsetzungen Asiens, speciell des indischen Tropenreiches, auftreten; im Süden tritt dann circumpolar, aber in weit geringerer Ausdehnung als im Norden, ein neues gemeinsames »antarktisches« Erdstück hervor. So haben wir demnach ein nördliches gemeinsames Erdstück und ein südliches, zwischen beiden eine nach der oft genannten Dreitheilung in Afrika, Asien und Amerika zerfallende grosse Erdmasse, welche jedes Mal im Norden ein boreal-subtropisches, im Süden ein austral-subtropisches, und inmitten ein tropisches Florenreich abgegliedert enthält; in der besonderen geographischen Entwicklung hat es begründet gelegen, weshalb Inner-Asien, die ostafrikanischen Inseln, und Neu-Seeland mit mehr oder minder grossem Rechte, aber immer mit geringerem Rechte als die genannten Hauptstücke, ausserdem noch den Charakter besonderer Florenreiche sich erworben haben.

Dies ist ein Ersatz der alten geographischen Continentbildung durch eine Florenabgrenzung, welche tief im Wesen der in ihnen zusammengefassten Länder begründet liegt; sie ist in dieser Zusammenfassung ebenso, aber in minder zweckmässiger Form ausgedrückt, schon als Schlussresultat der früheren Specialabhandlung[1]) angegeben worden.

---

[1]) Florenreiche der Erde, a. a. O. pag. 71.

III. Abschnitt.

Die biologische Pflanzengeographie als Theil der physikalischen Geographie.

Die Thatsache, dass die Florenkataloge verschiedener Länder in Hinsicht auf die darin verzeichneten Pflanzenarten ein so ausserordentlich verschiedenes Ansehen haben, an Inhalt so sehr von einander abweichen, ist in den beiden vorigen Abschnitten zum leitenden Gesichtspunkt erhoben und auf bestimmte Principien der Wissenschaft zurückgeführt. Von erklärenden Gründen ist dabei nur die eigenartige geologische Weiter-Entwicklung ferner Länder genannt; also, wenn das Capland und Spanien oder West-Australien nicht durch so weite und für Pflanzenwanderung fast unüberschreitbare Räume von einander getrennt wären, wenn sie durch regelmässig wirkende Uebertragungsagentien und besonders auf bestehenden Landbrücken ihre eigenartigen Erzeugnisse hätten in Austausch bringen können, so ist kein Zweifel, dass die Florenkataloge derselben Länder ganz unvergleichlich mehr identische oder nahe verwandte Sippen aufweisen würden, als es jetzt der Fall ist. Damit ist aber noch nicht erklärt, weshalb wohl überhaupt die an getrenntem Ort so ungleich aussehenden Floren sich so eigenartig entwickeln mussten, denn die Entfernung allein bewirkt ja als leitende Ursache nur die Verbindung mit ganz anderen Entwicklungsquellen und ganz verschiedene Wanderungsmöglichkeiten; aber abgesehen von diesen, immer wieder auf die geographische Lage in alter und jüngerer Zeit zurückgreifenden Umständen, sind es örtliche Verhältnisse gewesen, welche die eigenartige Entwicklung besonderer Floren zur Folge hatten, und diese sind zu suchen in dem an jedem Orte herrschenden Klima in Verbindung mit dem orographischen Aufbau des Landes und mit der durch alle organischen Mitbewohner eben dieses Landes bedingten Lebenslage für die Möglichkeit eigener Entfaltung und Samenvermehrung der Pflanzen.

Das Klima sehen wir überall als mächtigsten Hebel eigenartigen Pflanzenlebens auftreten, allerdings in innigster Verbindung mit dem orographischen Aufbau jedes Landes, da ja das Klima selbst in Hinsicht auf Temperaturen und Niederschlagsvertheilung von jenem abhängig ist und daher ohne Beziehung auf die Architectur eines Landes gar nicht gedacht werden kann; denn nur die Vertheilung der jährlichen Lichtperiode ist unabhängig davon.

Unter »Klima« verstehen wir die Gesammtheit der meteorologischen Erscheinungen, welche den mittleren Zustand der Atmosphäre an irgend einer Stelle der Erdoberfläche charakterisiren. — Hann, Handbuch d. Klimatologie, pag. 1.

Indem nun die geologische Entwickelung der Continente neben der allmählichen klimatischen Aenderung der gesammten Erdoberfläche auch durch geänderte Vertheilung von Land und Wasser, durch Hebung grosser Gebirgsketten und Entstehung weiter Wüstenflächen von gewaltigen, auf einzelne kleinere Gebiete beschränkten klimatischen Umwälzungen begleitet war, ist der Verfolg der geologischen Florenentwicklung zugleich auf die untrennbar damit verbundenen klimatischen Umänderungen hingewiesen, und das Klima behält als pflanzengeographischer Factor nicht nur seinen alten, seit Humboldt zugestandenen, sondern noch durch Zurückgreifen auf die alten Klimate einen erhöhten Werth.

Schon im ersten (allgemeinen) Theile dieser Abhandlung ist daher unausgesetzt von der Wirkungsweise des Klimas die Rede gewesen, und es zeigt sich, wie unnöthig die Entgegnungen von Seiten jener sich nur auf die »Klimatologie« stützen wollenden Pflanzengeographen als Gegner geologischer Begründung waren und sind, da die auf die geologische Entwickelung der Continente sich stützenden Erklärungen zugleich deren periodenweis sich änderndes Klima mit in das Auge fassen, obgleich natürlich unser Wissen in Bezug darauf oft nur durch Muthmaassungen darüber zu ersetzen ist.

Das Klima setzt der Ausbreitung jeder Pflanzensippe ein ziemlich bestimmtes, nur langsam im Laufe grösserer Zeiträume abänderliches Ziel, da die »Acclimatisation«, d. h. die Anpassung eines bestimmten Pflanzenlebens an andere klimatische Verhältnisse, nicht *in infinitum* sich weiter vollzieht. Lichtvertheilung, Wärme-, Niederschlagsmenge im Boden, Feuchtigkeit der Luft, Schwankung von Wärme und Wassermenge im Laufe des einzelnen Tages, der Jahreszeiten: das sind in Zusammenwirkung mit dem Substrat der Pflanze die einzelnen klimatischen Factoren, von denen jeder einzelne eine zahllose Menge von Abänderungen in seiner Wirkungsweise besitzt, und eine einzelne dieser Abänderungen genügt, um der Möglichkeit für eine bestimmte Pflanzenvegetation ein Ende zu machen.

Wie die »Flora« der Inbegriff aller Pflanzensippen in einem bestimmten Ländergebiet mit Rücksicht auf ihren systematischen Charakter ist, so der der »Vegetation« in Hinsicht auf ihre biologischen Charaktere und ihre Entfaltung in dieser oder jener Weise unter dem Einflusse des Klimas, des orographischen Landaufbaues, und der durch die organischen Mitbewohner bedingten Lebenslage.

Wir sehen beispielsweise tropische Wasserpflanzen in unseren nordischen Gewächshäusern im Winter absterben, weil sie die trüben Wintertage nicht zu ertragen vermögen und nicht befähigt sind, die nöthige Assimilation oder andere Processe der Ernährung und auch des Wachsthums unter solchem Himmel zu leisten. Keine der Tropenvegetation entstammende Pflanze vermag Frost zu ertragen, weil derselbe sie so wie so ohne Schutzeinrichtungen antrifft. Unsere im Winter blattabwerfenden Bäume dagegen haben diese Schutzeinrichtung, welche auf einen bestimmten Niedergang der Temperatur rechnet, und sie vermögen nicht im gleichmässig feuchtheissen Tropenklima auszudauern. Die trockene Hitze eines einzigen Sommertages vermag einen Baumfarn zu zerstören, der in der feuchteren gemässigten Wärme eines oceanischen Küstengebietes aufgewachsen ist. Dies sind ein paar Beispiele¹) aus einem Gebiete, welches im Allgemeinen jetzt durch jedes Lehrbuch der Pflanzenphysiologie bekannt geworden ist, dagegen mit Rücksicht auf specielle Vegetationskenntniss in den einzelnen Florenreichen noch der Bebauung harrt und eine unerschöpfliche Fundgrube für ernste Forschung zu werden verspricht. Es handelt sich bei der speciellen Bearbeitung dieses hochinteressanten Arbeitsfeldes um die Erklärung der biologischen Eigenthümlichkeiten aller durch das besondere Klima und die besonderen Standortsverhältnisse bedingten Vegetationsweisen.

Diese »Vegetationsweise« ist nicht jene Aeusserung morphologischer Eigenschaften, welche, streng vererbbar, erst in Erdperioden sich ändern kann und mit dem systematischen Charakter der Sippen hohen Grades zusammenfällt, obwohl man einräumen muss, dass die Aenderungen der Vegetationsweise langsam und allmählich auch auf die Aenderung der systematischen Charaktere abzielen müssen; die Vegetationsweise ist ein Charakter leichterer Art, dessen Correlation

---

¹) Eine sehr viel grössere Zahl von Beispielen ist von mir zusammengestellt in meiner Habilitationsvorlesung: »Die Anwendung physiologischer Gesetze zur Erklärung der Vegetationslinien«; Göttingen 1876.

zu Klima und Standort direct zu verstehen ist, der in kürzeren Zeiten Abänderungen unterworfen sein kann, der bald aus diesem, bald aus jenem Organ seiner morphologischen Grundlage eine biologische Anpassung neuer Art macht. So werden beispielsweise Sträucher, durch lange Winterzeiten gezwungen, zur Vegetationsweise von kriechenden Halbsträuchern vorschreiten und dabei in Hinsicht auf die Bewohnbarkeit solcher durch lange Winter ausgezeichneter Gebiete einen wirklichen biologischen Fortschritt bewirken; dies Beispiel gilt von den hocharktischen und alpinen *Salix*-Arten. Bei dieser geänderten Vegetationsweise braucht der einheitliche systematische Charakter nicht verloren zu gehen: auch die kriechenden Polarweiden gehören mit vollem Recht zur selben Gattung *Salix*. Aber das sieht man leicht ein, dass auf diese Weise leicht Anstösse auch zur Bildung neuer systematischer Sippen gegeben werden, was sich in dem angewendeten Beispiele darin ausspricht, dass die Polar- und Alpenweiden schon im Range eigener Sectionen der grossen Gattung *Salix* stehen. Es wäre ja auch überaus verfehlt, wollte man die systematischen und biologischen Charaktere einer Sippe für etwas ständig Verschiedenes halten; sie machen beide die innerste Natur derselben aus und unterscheiden sich nur dadurch von einander, dass die systematischen Charaktere in langen Perioden von Generationen erworbene morphologische Axiome sind und eine directe Erklärung ihres Vorhandenseins nicht zulassen, während die biologischen Charaktere Stück für Stück der experimentellen und anatomischen Physiologie gegenüber als nothwendig und durch die vorhandene Lebenslage bedingt und von ihr so oder in ähnlicher Weise gefordert auftreten.

Während daher die systematische Forschungsweise auch in geographischer Beziehung contemplativ ist, reizt die biologische durch die Möglichkeit eines Verständnisses dieser Züge der Natur. Schon der Laie, dem die Verschiedenheit der Systemordnungen in den verschiedenen Florenreichen entweder unbekannt ist oder gleichgültig oder unbegreiflich erscheint, fühlt mit Sicherheit die Correlationen heraus, welche das Klima und die Standorte an Grönlands Küsten, in den deutschen zum Herbst sich entblätternden Wäldern, in dem immergrünen Tropenwalde, in der brennendheissen, und der schattenspendenden Vegetation entbehrenden Wüstensteppe mit dem Pflanzenleben verbinden, Correlationen, deren Erklärungen höchst einfach zu sein scheinen, die aber dann doch beim tieferen Hineingehen in die einzelnen Fragen durch die Complication vielerlei Umstände überraschen. Auch die Wissenschaft hat sich diese Fragen oft leichter vorgestellt als sie sind, besonders indem sie glaubte, immer mit der Berücksichtigung der Temperaturen und höchstens noch der Niederschlagsverhältnisse zu Erklärungen ausgerüstet zu sein, weil deren Wirkungsweise die grossen Züge des Vegetationsbildes der Erde allerdings beherrscht. Dadurch entsteht aber im Einzelnen der Fehler, die Bedürfnisse einer Pflanze durch eine bestimmte Portion Wasser und ein an einem dazu hergerichteten Thermometer abgelesenes Wärmequantum für hinreichend erklärt zu halten, obwohl — wie eben gesagt — eine derartige Complication vieler Verhältnisse vorhanden zu sein pflegt, dass Temperatursummen, wie sie die »Phänologie« vielfach zur Erklärung verschiedener Aufblühzeiten derselben Pflanzen in verschiedenen Klimaten anwendet, nur ein dürftiges Schema geben von dem, was man wirklich zu wissen erstrebt.

Die Temperatur nämlich, indem sie — als der Sonnenquelle entstammend — zugleich als ein Durchschnitts-Maasstab für die Lichtfülle einer einzelnen Tages- oder Jahreszeit gelten kann, zerfällt selbst wiederum in eine so grosse Anzahl von wirkenden Momenten, dass die Angaben irgend eines Thermometers niemals das ausdrücken können, was das Leben verschiedener Pflanzen bewegt oder innehält. Bald haben dieselben eine mit hoher Temperatur als nebensächlicher Wirkung verbundene directe Insolation nöthig, um kräftig assimiliren oder Blüthen entfalten zu können; bald ertragen sie niedere Temperaturen mit Leichtigkeit, wenn sie nur durch darauf folgende hohe ausgeglichen werden; bald sind ihnen sowohl die niederen als die hohen sehr empfindlich und sie wünschen ein beständiges Gleichmaass einer mittleren Temperatur; bald ist ihnen ein solches Gleichmaas unerträglich, und sie verlangen nach starker Sonnenhitze, welche nothwendiger Weise von entsprechender nächtlicher Abkühlung gefolgt wird; finden sie diese Temperaturen nicht, oder wird nur einmal ein bestimmtes äusseres Maass der sich immer .zwischen bestimmten Grenzwerthen abspielenden Vegetationsprocesse überschritten, so tritt Vegetationsstillstand, wenn nicht der Tod, ein. Gleichzeitig mit solchen Temperaturbedürfnissen treten die sehr viel schwieriger experimentell feststellbaren der Beleuchtung zur Tageszeit auf, und gleichzeitig wird ihre ganze Vegetation durch die Transspirationsenergie, abhängig von der relativen Feuchtigkeit der Atmosphäre und dem vom Erdreich absorbirten Wasser, in nothwendig enge Gleise hinübergeführt. Alle diese Umstände wirken nun noch sehr verschieden auf verschiedenem Boden, da derselbe ein verschiedenes Absorptionsvermögen für Wasser und eine verschiedene Erwärmungsfähigkeit besitzt und an die Pflanze sehr verschiedene Nährstoffquantitäten abgeben kann, von denen zwar ein gewisses Maass überall gefordert wird, doch deren Mangel oder Ueberfluss bald eine leichtere Empfindlichkeit, bald grössere Widerstandsfähigkeit gegen klimatische Wirkungsweisen zur Folge hat.

Sind diese einzelnen Kräfte und Beeinflussungen zwar einzeln dem Experimente zu unterwerfen, aber schon in ihrer in der Natur vorhandenen Zusammenwirkung schwierig abzuwägen, so stehen noch grössere Schwierigkeiten den Erklärungen gegenüber, welche die Lebenslage einer einzelnen Pflanze durch ihr Beisammensein mit anderen Organismen und Hingewiesensein auf deren Mithülfe nöthig macht. Nur selten steht eine Pflanze für sich allein an ihrem Standort; in der Regel hat sie gleiche oder ungleiche Genossen zur Seite, über oder unter sich, welche nicht nur durch die Concurrenz um den Standort ihr Leben beeinflussen, sondern durch ihre eigene organische Thätigkeit, z. B. durch Schattenwerfen, durch Ansammeln oder Aufsaugen von Wasser, durch Bildung einer andern Bodenkrume als ursprünglich dort war, wesentliche Aenderungen in demselben hervorrufen. Standorte von Stauden im Laub- oder Nadelwalde, Platzgewähr an Epiphyten auf hohen Bäumen in belichteten Räumen, das Kriechen von Moor-Stauden im Sumpfmoose, das sind Beispiele für die hier gemeinte Abhängigkeit. Und endlich stehen alle Phanerogamen hinsichtlich ihrer Befruchtung und der Ausstreuung der Samen, welche doch auch wesentliche Züge ihrer Biologie sind, zum Theil wenig, zum Theil sehr stark in Abhängigkeit von Insecten oder anderen Thieren, oder von der Regelmässigkeit herrschender Winde. Die Entfaltung grosser Blumen im hohen Norden oder in Hochgebirgsregionen mit spärlicher Insektenwelt, die Entwickelung kleiner Blüthensträusse mit viel Nectar an vielen tropischen Bäumen, die Reifung saftiger Beeren zum Zweck der Dissemination, sind hier wiederum Beispiele für dieses Abhängigkeitsverhältniss.

In manchen Ländern neigt die Flora unzweideutig zur Bildung grosser Blumen oder überhaupt »floraler Schauapparate« als Anziehungsmittel der blumenbesuchenden und befruchtenden

Insecten, in anderen sehr viel weniger. Als eine der letzteren Floren galt immer die von Neu-Seeland: die auffällige Armuth an grossen, schön gefärbten und andererseits an wohlriechenden Blumen wurde in Beziehung zu einer ebenso auffälligen Armut der Insectenwelt gesetzt; (vergl. WALLACE, Geograph. distribution of Animals, I., 462—464.) Es scheint nun allerdings nach neueren Untersuchungen, als ob die Armuth weder in dem einen noch in dem anderen Sinne so auffällig wäre, wie man früher annahm, doch bleibt wohl die Hauptsache als richtig bestehen und erklärt sich vielleicht dadurch, dass an Stelle der blumenbesuchenden Bienen und Wespen besonders Zweiflügler mit anderen Lebensgewohnheiten eine Befruchtungsrolle für die neuseeländische Vegetation spielen (Transactions and Proceedings of the botan. Society in Edinburgh, XIV. 91—105; Geograph. Jahrbuch X. 194.)

Man darf nicht sagen, dass in allen diesen Dingen der Biologie das System an sich keine Rolle spiele; unter allen wechselnden Lebensverhältnissen werden immer gewisse Systemklassen oder Ordnungen die bevorzugten oder die am meisten ausbreitungsfähigen sein, weil sie am ehesten mit ihrem hereditären morphologischen Aufbau jene Anpassungserscheinungen ausführen können, zu denen sie unter einem bestimmten Klima und an bestimmten Standorten berufen sind. Wäre dies nicht der Fall, so würden wir unerklärlich finden müssen, was thatsächlich ziemlich begreiflich ist, dass gerade die monokotyledonen Ordnungen in so grosser Ueberzahl Charakterordnungen der Tropen, nur eine dagegen eine solche der borealen Floren geworden ist, weil nämlich die freie Entfaltung des monokotylen Wuchses ein gleichförmig warmes Klima verlangt. So können wir uns vorstellen, wie im Laufe der Erdperioden Klima, Standort und allgemeine Lebenslage in den verschiedenen Florenreichen eine Auslese verschiedener Ordnungen schaffen mussten.

Dieses vorausgeschickt darf man nun aber hinzufügen, dass die Vegetationsweise selbst nicht direct mit der systematischen Stellung einer Pflanze zusammenhängt, sondern dass es in Bezug auf erstere nur auf die Schmiegsamkeit des Organismus ankommt, um das zu leistende zu leisten.

Ob eine Ordnung gleichzeitig in Baumform und in Gestalt perennirender Stauden, ob sie nur als mehr- oder auch als einjährige Gewächsformen sich zu präsentiren vermag, ist von vornherein gar nicht zu entscheiden und könnte billiger Weise von allen reicher entwickelten Ordnungen vorausgesetzt werden, ist aber nicht der Fall. Physiologische Blattlosigkeit zum Verdunstungsschutz und Hineinlegen der Assimilationsthätigkeit in die Stengelorgane kommt weit zerstreut durch alle Systemklassen vor, findet sich z. B. bei *Juncus*, bei *Spartium*, bei *Cactus*, und *Casuarina*; eine Orchidee hat dafür als Epiphyt verstanden, in ihre Luftwurzeln die Assimilationsthätigkeit hineinzulegen. Ausdauernde Knollen bildet *Dioscorea*, *Crocus*, *Oxalis*, *Solanum* und viele andere Ordnungsrepräsentanten; doch sind allerdings die unterirdischen Zwiebelbildungen selten und in richtiger Entwicklung auf die *Coronariae* unter den Monokotylen beschränkt. Die Lage der Spaltöffnungen, ihre Zahl und Einsenkung in die Epidermis, wechselt je nach Bedürfniss der Art. Grosse und kleine Blüthen, mit Wind- oder Insectenbestäubung gehen untermischt durch alle Klassen der Angiospermen. — Diese Anführungen sollten zeigen, dass die Vegetationsweise nicht in fester Form mit dem Systemcharakter zusammenhängt.

Es ist nun möglich und liegt nahe, auf Grund hervorstechender Züge in der Vegetationsweise ein neues, so zu sagen biologisches System des Pflanzenreiches zu entwerfen, welches unabhängig von dem auf morphologische Charaktere begründeten System, dem »Pflanzensystem« schlechthin, die biologischen Charaktere der Pflanzen allein in das Auge fasst und also ebenso, wie in einer einzelnen morphologischen Systemklasse Holzpflanzen und Kräuter, Knollenpflanzen, schwimmende Wasser- und aufrecht wachsende oder windende Landpflanzen mit einander vereinigt sein können, in diesen biologischen Klassen von bestimmtem

Anpassungs-Charakter die Gewächse aus allen möglichen Ordnungen mit einander vereinigt. Wie das morphologische System aus »Sippen« verschiedenen Grades besteht, so setzt sich dieses biologische System aus einzelnen nach verschiedenen Graden unter- und nebengeordneter »Vegetationsformen« zusammen, deren oberste Zusammenfassungen (entsprechend den Hauptabtheilungen des morphologischen Systems) »Vegetationsklassen« genannt werden mögen.

Die Principien einer solchen biologischen Classification, welche bisher noch nicht mit Glück durchgeführt worden ist und auch von Europa aus nicht treffend gemacht werden konnte, sind nicht schwierig zu fassen; die Hauptgefahr, an welcher auch die früheren Versuche solcher classificirender Uebersichten unter dem Namen von »pflanzenphysiognomischen Formen« oder »Vegetationsformen« meiner Ansicht nach gescheitert sind, liegt darin, dass feststehende Ordnungen des morphologischen Systems mit diesen biologischen wie selbständig vermengt werden. Es giebt ja gewisse Ordnungen, z. B. Gräser, Palmen, nadeltragende Coniferen, welche so im Allgemeinen betrachtet immer an den Orten, wo sie sich finden — und es sind dieser Orte sehr viele — die gleiche oder wenigstens eine ähnliche Vegetationsweise zeigen, so dass der Ordnungsbegriff und die von den dazu gehörenden Sippen abgeleitete Vegetationsweise bei oberflächlicher Betrachtung sich decken. Es ist aber dennoch nicht der Fall; die Zwergpalmen in der atlantischen Flora oder im heissen Arizona, die hohen Säulenpalmen des Amazonas, die kletternden Rotang bilden drei verschiedene Vegetationsweisen der Palmen, indem die letztere Abtheilung den Lianen aus den Dikotylen sich zugesellt, wenn auch wiederum als eigene Vegetationsform. Von den immergrünen Coniferen weit verschieden in ihrer Vegetationsweise sind die blattwechselnden Lärchen, welche in dieser Hinsicht vielmehr den dikotylen Amentaceen als den immergrünen Kiefern oder Tannen gleichen.

Diese Beispiele sollen das missliche eines Verfahrens zeigen, welches die morphologische Classification mit der biologischen zusammenwirft und wenigstens für die letztere kein abgerundetes Bild entwirft. Man muss sich dabei an den Gedanken gewöhnen, dass in der Lebensweise auch weit entfernte Systemgruppen übereinstimmen können, und dass also z. B. manche dikotyle untergetauchte Wassergewächse in dieser Hinsicht viel eher mit Süsswasser-Tangen, als mit ihren auf dem Lande vielleicht in trocknen Wüsten lebenden Ordnungsgenossen verglichen werden können. Auch von den anatomischen Charakteren verdienen natürlich bei dem Entwurf einer biologischen Classification nur diejenigen volle Beachtung, welche auf die specielle Erhaltung der Pflanze am gegebenen Standorte directen Bezug nehmen und nicht, wie die übrigen morphologisch-systematischen Charaktere, einer directen Erklärungsfähigkeit zu diesem Zwecke entbehren.

Im Folgenden mag versucht werden, die hauptsächlichsten Vegetationsklassen einer solchen biologischen Eintheilung zusammenzustellen, wobei indess nicht auf die dazu gehörenden einzelnen »Vegetationsformen« selbst eingegangen wird, dies hingegen einer später an anderem Orte erscheinenden besonderen Abhandlung vorbehalten bleibt, weil diese Abhandlung nicht soweit in biologische, mit der Physiologie und physiologischen Anatomie in Bd. II des »Handbuchs« in Einklang zu setzende Einzelfragen hineingehen soll.

Entwurf einer biologischen Eintheilung der Gewächse.

I. Holzpflanzen, mit Belaubung von zarten oder lederartigen Blättern.

a) Im Erdboden wurzelnd, autotroph und als selbständige aufrechte Stämme oder Gebüsche: Bäume und Sträucher.

Es mag hier in Kürze die weitere biologische Eintheilung dieser beiden grossen Vegetationsklassen angedeutet werden: Sie gliedern sich am natürlichsten nach der aus einer fortwährend thätigen Gipfelknospe stets erneuerten immergrünen Laubkrone (Schopfbäume), und nach dem aus vielen zerstreuten End- und Seitenknospen der Zweige sich regenerirenden Laube (Wipfelbäume); letztere zerfallen in immergrüne und solche mit periodischem Laub, von diesen die letztere Abtheilung in sommergrüne und in regengrüne Bäume je nach der Ursache der Entlaubung in Winterkälte oder in periodischer Dürre. — Aehnlich die Sträucher.

b) Im Erdboden (selten epiphytisch) wurzelnd, kletternd und schlingend an Holzgewächsen der vorigen Klassen: Lianen.

c) Im seichten Meeresgrunde wurzelnd: Mangroven.

d) Nicht autotroph: Holzparasiten.

II. Blattlose Holzpflanzen (d. h. Pflanzen ohne die Hauptmasse der Assimilation leistende Laubblätter).

a) Verzweigung unterdrückt oder durch seltenere Stammtheilungen ersetzt, Blätter fehlend: Stamm-Succulenten (z. B. Cacteen, fleischige Euphorbien).

b) Verzweigung regelmässig, Blätter abfällig, Stamm mit glatten oder verdornten Zweigen: Blattlose Gesträuche.

III. Blattwechselnde oder immergrüne oder seltener blattlose (und dann den Stamm-Succulenten entsprechende) Halbsträucher.

IV. Den Holzgewächsen ähnliche (zuweilen am Grunde niedere Stämmchen bildende) oberirdisch durch viele Vegetationsperioden ausdauernde und die Fructification vorbereitende, autotrophe und gross beblätterte Kräuter.

a) In der Erde wurzelnd, mit zarten oder dickfleischigen Blättern: Rosettenträger (z. B. Farne, Bananen) und Blatt-Succulenten (z. B. Agaven).

b) Epiphyten. Schimper gab eine biologische Eintheilung derselben im Botan. Centralblatt 1884.

V. Hapaxanthische oder redivive Gewächse[1]), autotroph und durch Chlorophyll führende Laubblätter assimilirend, mit Dickenwachsthum von nur 1—2 Vegetationsperioden an den laubtragenden oder fructificirenden Trieben, oder ohne Dickenwachsthum.

a) Im Erdreich keimend und dort wurzelnd.

α) Aus Sporen keimend, ohne Verdunstungsschutz in den Blättern: Moose.

β) Aus Samen (seltener aus Sporen) keimend, mit Verdunstungsschutz.

† Redivive, in jeder Vegetationsperiode sich neu verjüngende Gewächse: Stauden.

†† Hapaxanthische Gewächse: Zwei und Einjährige Kräuter.

b) Im süssen Wasser keimend und unter Wasser wurzelnd, seltener wurzellos schwimmend:

Süsswassergewächse. In Schenck's »Biologie der Wassergewächse«, 1885, ist eine biologische Eintheilung dieser Vegetationsklasse enthalten.

c) In Oceanen lebend und unter Wasser angeheftet, selten frei schwimmend:

---

[1]) Ueber diese Ausdrücke vergl. das in der »Morphologie,« Bd. I, pag. 64 Gesagte, wo zugleich Andeutungen über weitere mit dem morphologischen Aufbau zusammenhängende Eintheilungen mancher dieser Vegetationsklassen in der dort getroffenen Eintheilung enthalten sind.

Seewassergewächse. Wenige Phanerogamen, aber die Hauptmasse der Algen, Florideen und viele Bacillariaceen.

VI. Autotrophe, ohne Laubblätter assimilirende, in der Erde oder auf nacktem Fels wurzelnde, oder epiphytisch vegetirende Gewächse: Flechten.

Es ist hier nicht von dem systematischen Begriff der Lichenen die Rede, obwohl es vielleicht keine anderen Gewächse als Lichenen giebt, die diese biologische Abtheilung ausfüllen. Bei der sehr eigenthümlichen Vegetationsweise der Lichenen ist es nicht wohl möglich, dieselben mit den Stauden zu verbinden, was mit den Farnen, Lycopodien und anderen nicht phanerogamen Gewächsen in biologischer Beziehung recht wohl der Fall ist.

VII. Parasitische und saprophytische Gewächse ohne Chlorophyll führende Laubblätter.

a) Aus Samen keimend: Parasiten, Saprophyten.

b) Aus Sporen keimend: Pilze.

Wegen des abweichenden Verhaltens der Vegetationsorgane vor der Fructification, nicht wegen der verschiedenen Systemstufen, sind auch hier die Pilze von den ähnlich lebenden Phanerogamen getrennt.

Die Entwickelung einer solchen biologischen Eintheilungsweise ist in der früheren Zeit der Ausbildung der Pflanzengeographie als eines besonderen Wissenschaftszweiges derartig gewesen, dass allerdings eine Vermischung des biologischen und morphologischen Systems nahe lag, obwohl sie, wie gesagt, nach Möglichkeit zu vermeiden ist. HUMBOLDT nannte in der Absicht, sich ihrer bei der Schilderung der Flora verschiedener Länder zu bedienen, 15 »physiognomische Formen,« d. h. beinahe lauter grosse Ordnungen, welche ebensowohl systematisch hohe Bedeutung haben, als sie sich durch eine ziemlich gleichmässige und von einander oft abweichende Vegetationsweise auszeichnen, endlich auch als gesellige Pflanzen sich bei der Beobachtung in den Vordergrund drängen, wie ja immer für den Geographen die gemeinsten Gewächse die wichtigsten sein müssen. Als im Verlauf der Wissenschaft eine eingehendere Schilderung der Landschaften versucht werden musste, wurden die physiognomischen Formen HUMBOLDT's vermehrt, von GRISEBACH bis auf 54 und in einer späteren Abhandlung bis auf 60. Indem nun unter diesen vermehrten Typen wirkliche biologische Charakterformen (wie mit Knollen oder Zwiebeln perennirende Gewächse, Lianen etc.) ohne systematischen Inhalt, mit morphologischen Typen von hervorragender Bedeutung (wie Palmen, Coniferen etc.) gemengt erschienen, entstand jener physiognomische Wirrwarr, mit dem weder der classificirende Florist noch der nicht morphologisch denkende Biologe etwas anfangen konnte, und wo also auch Versuche in so schön biologisch angelegten Arbeiten, wie sie z. B. TSCHIRCH mit der Untersuchung über die Beziehungen des Blattbaues zu Klima und Standort im Anschluss an GRISEBACH's Typen lieferte, in dieser Hinsicht ganz erfolglos sein mussten (vergl. Botan. Zeitg. 1882, pag. 326—328).

Dass überhaupt so etwas eintreten konnte, lag in jener zuweilen auftauchenden merkwürdigen Ansicht begründet, dass man in der Pflanzengeographie die Schilderung der Landschaft in einer allgemeiner verständlichen Form zu versuchen habe, als man es mit Hülfe des morphologischen Systems erreichen konnte; als wenn die »allgemeiner verständliche Form« in etwas anderem bestehen könnte, als dass man nur das Gewöhnliche heraushebt und dafür eine kurze Bezeichnung wählt, so wie es HUMBOLDT schon angebahnt und vortrefflich angewendet hat. Dann aber mag man auch gefühlt haben, dass die Pflanzengeographie nicht nur in einer systematischen Aufzählung der Florenkataloge bestehen könne, und dass die klimatische Biologie die andere Hälfte von ihr ausmache, die durch Verbindung mit der Physiologie jene andere reiche Quelle der wahrhaft organischen Forschung erschlösse! Das Streben danach, die Mittel hierzu zu finden und auch der Geographie für ihre Zwecke zu erschliessen, leitete diese Versuche, die ich nur von dem Standpunkt aus als verfehlt bezeichnen muss, als ich die Reinheit des biologischen Charakters ebenso für nothwendig halte, wie Jeder das morphologische System nur in letzter Instanz und in nebensächlichen Bemerkungen nach so hochwichtigen biologischen Merkmalen, wie z. B. Baumwachsthum und Parasitismus sind, umordnet und durch sie beeinflussen lässt. Einen letzten solchen Versuch, in dem eine Vermischung beider Gesichtspunkte enthalten ist, lieferte Reiter in seiner »Consolidation der Physiognomik, als Versuch einer Oekologie der Gewächse« 1885 (vergl. Geograph. Jahrbuch, Bd. XI, pag. 95—98, Gotha 1886.)

Der systematische und der biologische Standpunkt soll nun in der Pflanzengeographie nicht etwa vollständig getrennt nebeneinander hergehen, sondern beide nur selbständig in ihren Grundlinien. Die Flora eines Landes mag als ihre erste Grundlage, sowie es jetzt immer geschehen ist, den systematischen Katalog nach Ordnungen, Gattungen, Arten, Unterarten und Spielarten bis in eine nothwendig erscheinende und vom Grade der Landes-Durchforschung abhängige Einzelschilderung hinein erhalten; es mögen die morphologischen Charaktere dafür lang oder kurz geschildert, oder auch nur durch Hinweis auf vollständigere Systemwerke — wie es für Lokalfloren sehr vernünftig ist — angedeutet werden. Nun erfolgt aber hiernach ein ganz anderes, viel reicheres und der lebendigen Schilderung viel mehr zugängliches Bild, indem an der Hand einer biologischen Eintheilung, sowie sie soeben in ihren rohesten Umrissen mitgetheilt wurde und wie sie mindestens durch Hinzufügung der hauptsächlichen Vegetationsformen selbst zu den einzelnen Vegetationsklassen zu vervollständigen wäre, die Flora von neuem durchgesprochen und indem auseinandergesetzt wird, welche Vegetationsformen in ihr am meisten und am mannigfaltigsten vertreten sind, und aus welchen im Klima und in den Standortsverhältnissen liegenden Gründen. In weit contrastirenden Floren ergänzen sich die Vegetationsklassen in ihrem Auftreten: die arktische Zone kennt sogar kein Baumleben mehr; die deutsche Flora kennt keine Schopfbäume, wohl aber immergrüne und sommergrüne (keine regengrüne) Wipfelbäume, keine Mangroven, kaum Lianen, keine Stamm-Succulenten, keine Epiphyten; die feuchte Tropenflora hat keine sommergrünen Wipfelbäume, sie entbehrt der Mannigfaltigkeit in der Stauden- und Flechtenvegetation, welche in nordischen Floren eine reiche Anzahl von Vegetationsformen bilden. Diese Verhältnisse sind genau zu erörtern. Indem nun aber auf die einzelnen Vegetationsformen selbst näher eingegangen wird, ist nothwendiger Weise klar zu legen, welche Träger des morphologischen Systems zugleich die Träger der biologischen Vegetationsklassen und -Formen sind, und indem hiernach der ganze systematische Florenkatalog in einen biologischen umgeordnet wird, ist die Verbindung beider hergestellt, und die Physiognomik der Flora ergiebt sich von selbst aus den vorherrschenden Vegetationsformen, repräsentirt durch einzelne an Masse hervorragende oder durch viele gleichsinnig gemischte Arten des Systems.

Auf das morphologische System stützten sich in seiner Verwendung zu pflanzengeographischen Zwecken die Florenreiche, und folglich haben diese an sich nichts mit den einzelnen Vegetationsformen und den davon abgeleiteten floristischen Charakteren zu thun, sondern dies nur dann, wenn aus in der Natur des Landes selbst liegenden — geographischen — Gründen ein einzelnes Florenreich derartig mit einem besonderen Klima versehen ist, dass dieses Veranlassung zu besonderen, in den Nachbarländern nicht vorkommenden Vegetationsformen giebt. Die Florenreiche als solche umschliessen daher in ihren Charakteren auffällige »Vegetationsformen« nur dann, wenn diese — was zufällig der Fall sein kann und mehr oder weniger immer so gefunden wird — an besondere Sippen als ihre Träger angeschlossen sind. Gerade dadurch, dass das Klima solche bestimmt charakterisirte Vegetationsformen auf enge Gebiete einschränkt, schränkt es auch die Ausbreitung der in diesen Formen auftretenden

Sippen des Systems ein und lässt die Florenreiche in einem bestimmten Vegetationsbilde erscheinen. Insofern aber dies Vegetationsbild an Ort und Stelle durch die klimatischen Bedingungen im Allgemeinen und die besonderen Standortsverhältnisse bedingt wird und, unter Auswahl der dazu tauglichen systematischen Sippen, aus letzteren das macht, was die Landschaft dem Auge als physiognomischen Typus bietet, sind diese Wechselbeziehungen zwischen Klima und Pflanzenleben zu einem neuen Gesichtspunkte in der Eintheilung der Erde zu verwenden. Die hieraus sich ergebenden Hauptheile der Erde werden Vegetationszonen genannt, stützen sich auf eine aus den speciellen Landschaftsbildern abgeleitete gleiche Erscheinungsweise der Vegetationsformen, und sind von den Florenreichen nur insofern abhängig, als diese ja ein Ausdruck für das Pflanzenmaterial sind, welches an jedem Orte alle möglichen Vegetationsformen zu bilden hat.

Beim Ueberblick über die verschiedenen biologischen Gesichtspunkte, welche sich zur Begründung einer natürlichen Vegetationszonen-Eintheilung der Erde eignen, zeigt sich, dass nur die grossen, die Vegetationsperiode jeder Landschaft ausmachenden periodischen Erscheinungen des Pflanzenlebens würdig sind, den Untergrund einer solchen wichtigen und von der physikalischen Geographie gewünschten zweiten phytogeographischen Eintheilung zu liefern, da diese allein von dem einheitlichen Zusammenwirken der jährlichen Licht-, Wärme- und Niederschlagsvertheilung gleichmässig in Abhängigkeit gesetzt und über die von dem Zusammenleben der Pflanzen selbst bedingten kleineren sowie localen Standorts-Verschiedenheiten erhaben sind.

In dem Begriff der »Periode« liegt hier das »gesetzmässig sich in bestimmten Zeitabschnitten Wiederholende«, und als Zeitabschnitt ist für die Betrachtung der grossartigen Vegetationsbilder der Erde stets der Jahrescyklus bestimmend. Diese Jahres-Periodicität, welche ja einen hervorragenden Charakter der gesammten organischen Welt auf der Erde bildet, äussert sich im Pflanzenreiche desshalb um so stärker, weil die Pflanze in directe, von ihr nicht zu umgehende Abhängigkeit von physikalischen Kräften gestellt ist, mit denen sie rechnen muss, und weil diese physikalischen Kräfte — die klimatischen Hauptmomente — periodisch sind im Jahrescyklus. Von ihrem günstigen oder ungünstigen Ansteigen oder Fallen hängt die Zeitlage und Zeitdauer der Assimilationsfähigkeit und gesammten Ernährung, der Geschlechtsthätigkeit und Reifung der Samen ab, und in wie mannigfach verschiedener Weise auch die Gewächse die ihnen vom Klima gebotenen Wachsthumsmöglichkeiten ausgenutzt und sich zu eigen gemacht haben, diese Weise ist für die Species in jeder Vegetationsform beständig und muss alljährlich gleichartig wiederkehren.

Ein vollständiges Gleichmaass aller äusseren Einflüsse das ganze Jahr hindurch ist nirgends auf der Erde zu finden; die mit dem Tageswechsel höher gegen den Zenith aufsteigende oder von ihm absteigende Sonne bewirkt direct in Licht und Wärme, indirect in den Niederschlägen und in der Luftfeuchtigkeit, wechselnde Verhältnisse oft der stärksten Art, und selbst unter dem Aequator wechseln, beeinflusst durch die bald nordwärts bald südwärts stärker erhitzten benachbarten Breiten, trotz stets gleichbleibender Tageslänge die Zeiten starker und schwächerer Niederschläge und zwingen die Vegetation, ihnen mit Ausnutzung des für sie Günstigen zu folgen. In der bei weitem grössten Ländermasse ist die Vegetation gezwungen, während eines kürzeren oder längeren Zeitraums des Jahres zu ruhen, bald um dem Frost, bald um der Dürre zu entgehen. Hier herrschen dann scharf ausgesprochene Ruheperioden, nach denen die verschiedenen Vegetationsformen in einer ihre Mannigfaltigkeit noch weit erhöhenden Verschiedenartigkeit eine neue Vegetationsperiode beginnen, bald mit Eröffnung der Blüthen, bald mit Entfaltung neuer Assimilationsapparate, bald mit der Entwickelung neuer Thätigkeit in denselben alten und in rascher Folge noch durch neue vermehrten Organen.

Die Wissenschaft hat der menschlichen Praxis, welche ihre eigene Jahresperiode so oft durch bestimmte Züge der Pflanzenwelt charakterisirt und die Jahreszeiten darnach beurtheilt, eine verschärfte Beobachtung des Eintritts der Vegetation in einem bestimmten Lande in einen bestimmten Zustand entlehnt, indem sie die Durchschnittszeiten für eine bestimmte Phase, z. B. für die Belaubung häufiger Laubbäume und deren Blüthe, aus vieljährigen Beobachtungen ermittelt und dann auch wohl durch Nachschlagen in den meteorologischen Journalen irgend ein Temperaturmoment herausgreift, welches auf dieselbe Zeit zu fallen pflegt. Diese Registrirung bezeichnet man als »Phänologie«. Hinsichtlich der Versuche, die phänologischen Beobachtungen mit klimatischen Momenten in Uebereinstimmung zu bringen, ist nicht zu vergessen, dass die Regelmässigkeit der Jahresperiode und also der jährlichen Wiederkehr derselben Vegetationsphasen nur im Allgemeinen richtig ist, und dass sich Schwankungen in ihr gerade so wie in den an jedem einzelnen Datum vieler Jahre beobachteten Temperaturgraden zeigen. Die Sonne ist der regulirende Factor; dieselben Gründe, welche eine Verspätung im Eintritt einer bestimmten Phase während eines Jahres bewirken, beeinflussen auch den Stand der meteorologischen Instrumente, und da, wo die Temperaturerhöhung als Maass der eine Phase auslösenden Einflüsse gelten kann (wie bei uns in Mittel-Europa), werden dieselben Einflüsse auch Wirkung auf das Thermometer haben. Man darf daher — mit Zusätzen und Einschränkungen — Vergleiche ziehen, ohne an ein Gebundensein einer bestimmten Vegetationsphase irgend einer Species an eine fixe Temperatursumme des Jahres glauben zu dürfen; einer solchen Meinung stehen schon die vielfältigen Erfahrungen über Acclimatisation im Wege.

Hinsichtlich der Vertheilung der periodischen Abschnitte zeigen auf der Erde die Polargebiete und die äquatorialen Länder die grössesten Gegensätze: in den ersteren ist die Jahresperiode allein deutlich und stark, es giebt nur völlige Ruhezeit und eine in raschem Uebergange folgende Vegetationszeit, ohne dass in der letzteren die Wirkungen von Tages- und Nachtwechsel bedeutend sind; in den letzteren ist eine völlige Ruhezeit ausgeschlossen, das Klima beeinflusst im Jahre nur ein Ansteigen und Abfallen der Vegetationsenergie so, dass verschiedene Pflanzen sich darin je nach ihren besonderen Ansprüchen verschieden verhalten können, dabei ist aber der Wechsel von Tag und Nacht in seinen Wirkungen stets gleich bleibend und ungeschwächt.

Zwischen diesen beiden Extremen liegen breite Ländermassen, in welchen sich der Uebergang beider Periodenwirkungen ausdrückt und in welchen durch zwischenkommende Wirkungen regelmässiger oder intermittirender Niederschläge und durch den dadurch beeinflussten Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre neue, wechselvolle Bilder erzeugt werden, die bald mit der der Polarnacht entsprechenden strengen Winterkälte, bald mit der dem Aequator entsprechenden intensiven Sonnengluth mit oder ohne dieser entsprechende Niederschlagsmenge zusammenhängen, und welche dabei in der Tagesperiode bald mehr dem Polar-, bald mehr dem Aequatorialleben ähnlich sind.

Indem man nun über die kleineren überall auftretenden Besonderheiten hinwegsieht und nur die in der Periodicität hauptsächlich und am auffälligsten übereinstimmenden Länder verbindet, erhält man folgende Vegetationszonen der Erde:[1])

1. Die Zone der tropischen immergrünen, oder je nach den Regenzeiten periodisch belaubten Vegetationsformen, — deren Waldungen aus Schopfbäumen, immergrünen oder regengrünen Wipfelbäumen mit Beimischung vieler Lianen bestehen, in welcher Mangroven an den Küsten häufig sind, Holzparasiten, Rosettenträger und Epiphyten ihre grösste Mannigfaltigkeit erreichen, während Stauden in geringerer Anzahl verschiedener Vegetationsformen vertreten sind —, dehnt sich in einem breiten Gürtel um den Aequator aus, so dass an allen Ostküsten der Continente etwa die beiden Wendekreise die Grenze bilden, während an ihren Westküsten der 20° nördlicher oder südlicher Breite oft nicht erreicht wird. Die Abtheilungen dieser, durch die stärkste Vegetationsfülle oft überraschenden Zone werden besonders durch den Eintritt scharf ausgesprochener, kürzere oder längere Zeit anhaltender Trockenperioden gebildet und sind naturgemäss in allen drei Continentalmassen analog.

2. Südlich davon breitet sich bis zu den Südspitzen von Afrika und Australien, in Süd-Amerika jedoch nur bis etwa 47° südl. Br., eine Zone immergrüner oder periodisch belaubter Holzpflanzen mit eingestreuten, oft grosse Flächen einnehmenden sommerdürren Steppen aus, in welcher eine um den Juli liegende durch Temperaturabnahme bedingte Winterruhe die Periodicität neben der intensiven Sommerhitze regulirt. In dieser Zone sind die Schopfbäume und Epiphyten nur noch als seltene Erscheinungen den Wipfelbäumen beigemengt, und letztere wie die Gebüsche immergrün in der Hauptmasse ihrer Vertreter. Blattlose Gesträuche, Stamm- und Blatt-Suculenten sind in den Steppen häufig, in den niederschlagsreicheren Gebieten dagegen die Halbsträucher in immergrünen, durch ihre Blattform sehr wechselnden Vegetationsformen besonders zahlreich. Die Lage der Regenzeiten durch das ganze Jahr hindurch, im südhemisphärischen Sommer oder Winter, oder endlich ihre grosse Seltenheit bewirkt eine grössere Zahl von Abtheilungen dieser Zone.

3. Nördlich der tropischen Zone erstreckt sich in allen Continenten und daran angeschlossenen Inseln bis (im Durchschnitt) zum 45° nördl. Br. eine neue, der südlichen immergrünen (2.) Zone entsprechende nördliche Zone immergrüner mit sommergrüner gemischter Baum- und Strauchvegetation mit eingeschlossenen continentalen sommerheissen Steppen und Wüsten, in welcher eine um den Januar liegende durch Temperaturabnahme bedingte Winterruhe neben der intensiven Sommerhitze des Juli die Periodicität regulirt. Obgleich in vielen Stücken der 2. Zone analog darf dennoch diese 3. nicht mit jener vereinigt werden, da fast gar keine gleichen Vertreter für dieselben Vegetationsklassen erscheinen, und also durch die geänderte Vertretung vielfältig neue Vegetationsformen im Vergleich mit der südlichen immergrünen Zone zu nennen sind.

4. Im südlichen Süd-Amerika war noch ein kleines Ländergebiet übrig geblieben (Patagonien etc.), welches zusammen mit einigen in Australien und Neu-Seeland liegenden Hochgebirgen, den südlichen oceanischen Inseln und der hohen

---

[1]) Dieselben sind kartographisch dargestellt auf Blatt 3 der Abtheilung »Pflanzenverbreitung« in BERGHAUS' Physikalischem Atlas, ausgegeben in dessen 2. Lieferung Gotha 1886. — Vergleiche auch damit die dieselben Principien verfolgende, der Abgrenzung von Florengebieten zur Unterlage dienende Karte in ENGLER's Vers. Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt, Bd. II.

Andenregion in Chile die südliche Zone immergrüner niederer Busch- und periodischer Gras- und Staudenvegetation mit kurzer, um den Januar liegender Vegetationsperiode bildet. In der südlichsten Abtheilung dieser Zone fehlen die aufrecht über der Erde wachsenden Büsche, aber bis zu ihrer Grenze neigen sie bei dem sehr wenig excessiven Klima zur immergrünen Belaubung.

5. Ein breiter Ländergürtel vom (im Durchschnitt) 45° nördl. Br. bis zur nördlichen, ziemlich scharf ausgesprochenen Baumgrenze, welche unter wechselvollen Breiten ein kleines Stück von Nord-Europa, grosse Flächen des nördlichen Sibiriens und Canadas frei lässt, ist als Zone sommergrüner Laubbäume mit immergrünen Nadelhölzern, sommergrüner Moore und Wiesen mit 3—7 Monate währender und um den Juli liegender Vegetationsentwicklung ein besonderes Merkmal der nördlichen Erdhälfte, ohne Analogon auf der südlichen. Hervorgerufen und regulirt in seiner Periodicität dadurch, dass trotz hoher Breiten die meistens intensive Winterkälte durch eine dieser entsprechende hohe Sommerhitze ausgeglichen wird, verdankt sie die üppige Entfaltung von Bäumen eben diesem starken Temperaturausschlage; doch haben sich hier nur wenige Ordnungen so acclimatisiren können, dass sie als Bäume vegetiren, und so sind die Laubwälder einfacher, alle mit Winterschutz-Knospen gegen Frostwirkung versehen, die immergrünen Gesträuche selten, von immergrünen Bäumen nur — wie schon im Charakter gesagt war — die Coniferen als Repräsentanten dieser Vegetationsklasse zu nennen.

6. Nördlich der Baumgrenze und auf den oberen Gebirgserhebungen innerhalb der fünften Zone nimmt die Glacial- und Tundra-Zone mit kurzer, um den Juli liegenden Vegetationsperiode die noch übrigen Land- und Inselgebiete ein. In ihr ist das Baumleben nicht so sehr durch Kälte als durch zu kurzes Andauern der Sommerwärme unterdrückt; einzelne immergrüne Halbsträucher sind noch vertreten und leben gesellig, die Hauptmasse der Vegetation besteht aus Stauden mit holzigem Rhizom, aus Flechten und Moosen; selbst die Klasse der zwei- und einjährigen Kräuter ist hier nur in schwacher Vertretung.

Es ist selbstverständlich und folgt aus den directen Wirkungen des Klimas auf die Periodicität des Pflanzenlebens, dass die Vegetationszonen die Erde rings umspannen, so weit Länder unter gleichen Breiten aus den Oceanen aufragen, und dass also die in der Florenreichseintheilung so stark zum Ausdruck kommenden Verschiedenheiten der drei Hauptcontinentalmassen Afrika, Asien und Amerika hier völlig verschwinden, indem je nach deren orographischem Aufbau die Grenzen derselben Vegetationszonen wie in den Nachbar-Continenten bald etwas nach Norden bald nach Süden verschoben werden. Diese Betrachtung zeigt zugleich den wichtigen Unterschied zwischen Florenreichs- und Vegetationszonen-Eintheilung der Erde und zeigt, dass eine zuweilen geäusserte Meinung, das klimatische Moment solle die pflanzengeographische Eintheilung regiren, auf Unkenntniss der thatsächlich im systematischen Florenkataloge liegenden gar nicht auf andere Weise zu ersetzenden Charaktere beruht. Wer auf botanischer Grundlage Floren kennen lernen will, muss mit dem morphologischen System tief vertraut sein; der Klimatolog darf das grössere Interesse den Vegetationszonen, der ungleichartigen Wachsthumsweise der Pflanzenwelt, entgegen bringen, aber er wird niemals damit allein ein erschöpfendes Vegetationsbild der Erde zeichnen.

Denn auch alle die hochinteressanten, die Floristik an die Physiologie anknüpfenden Züge bekommen erst ihre sichere Grundlage durch Kenntniss der systematischen Repräsentanten, welche mit bestimmten morphologischen Eigenschaften unabänderlicher Art zu Trägern der einzelnen biologischen Erscheinungsweisen geworden sind.

Wenn also hier bei dem Vergleich des Florenreichs- und Vegetationszonenbildes der Erde trotz der lebendigen, tief anregenden biologischen Forschungsweise in Verbindung mit geographischen Gliederungen schliesslich doch der Florenreichseintheilung der grössere Werth für die Botanik zugeschrieben ist, so soll damit die Bedeutung der Zoneneintheilung nicht herabgedrückt werden, ja für die physikalische Geographie mag deren Anwendung in den weiteren Ausführungen eine umfangreichere Bedeutung erhalten, als die der Florenreichsprincipe. Zunächst erhellt aus dem Vergleich beider Erdbilder, dass innerhalb jedes Continents die Florenreichsgrenzen zwischen dessen borealen, tropischen und australen Gebieten im allgemeinen mit den Haupt-Zonengrenzen zusammenfallen, dass also in jedem einzelnen Continente die Florenreiche durch klimatische Grenzen von einander geschieden sind, besonders mit Berücksichtigung der Uebergangs- und Florenvermischungsgebiete, welche in beiden Erdbildern in gegenseitiger Ergänzung auftreten. Dieses Zusammenfallen der Grenzen ist natürlich im freien Sinne aufzufassen und ist nicht zwingend für alle Fälle; so beginnt nördlich der Baumgrenze in Canada und Sibirien zwar eine eigene Vegetationszone, aber kein neues Florenreich, obwohl die Hauptmasse des arktischen Gebietes mit besonderem floristischen Charakter sich erst nördlich dieser Baumgrenze ausbreitet.

Durch dieses ungefähre Zusammenfallen von Florenreichs- und Vegetationszonen-Grenzen auf denselben Continenten, während zugleich abgesehen vom nordischen Florenreich Europa's, Asiens und Nord-Amerika's sonst jeder Continent seine eigene Entwickelung, nicht aber seine Vegetationszonen für sich allein besitzt, ist nun der Floristik und der beschreibenden Pflanzengeographie im Dienste der allgemeinen physikalischen Geographie ein wichtiger Dienst geleistet. Denn bei der Schwierigkeit der Auseinanderhaltung verschiedener Florenelemente in demselben Gebiete, die innig gesellt gewissermaassen ein neues Etwas darstellen, ohne es doch im systematischen Sinne zu sein, da sie die gemischten Charaktere zweier oder dreier Nachbarfloren zur Schau tragen, erscheint es nun geboten, nachdem man sich einmal mit dem Princip der Florenreichs- und Florengebietseintheilung vertraut gemacht und die gesonderten Entwickelungsgebiete kennen gelernt hat, die schwierig feststellbaren und oft verworren in einander greifenden Gebietsgrenzen für die geographische Praxis zu verlassen und sich lieber dafür an die entsprechenden Zonen- oder Zonenabtheilungsgrenzen zu halten, für welche meistens eine greifbare Handhabe vorliegt. Gewisse charakteristische Vegetationsformen nämlich, gebunden in einem bestimmten Florenreich an eine ganz bestimmte Sippe, zeigen mit anderen gemeinsame Grenzlinien ihrer Verbreitung, welche, wenn sie im Continent frei verlaufen oder ein Gebirge ununterbrochen umgürten, als Ausdruck dafür betrachtet werden können, dass eine Summe klimatisch-biologischer Momente an dieser Stelle ihrer Verbreitung Halt geboten hat. Solche Grenzlinien von verbreitungsfähigen und in weiten Ländergebieten sonst weit verbreiteten Arten nennt man deren »Vegetationslinien«, und die Construction einer Grenzlinie als Mittelwerth aus vielen nahezu zusammenfallenden Vegetationslinien und mit Vernachlässigung der einzelnen über das eigentliche Areal hinausgeschobenen zerstreuten Standorte wird stets von klimatisch-biologischem Interesse und Werthe sein, und wenn diese Arealgrenzen Arten betreffen, denen ein bestimmender Werth für ein bestimmtes Florengebiet zuzuschreiben ist, so kann dieses selbst dadurch in sichererer Weise als sonst umgrenzt werden. Viele karthographirte Florengebiets-Grenzen sind thatsächlich so entstanden, für alle Florenreiche liefern Vegetationslinien von secundärer Bedeutung Abtheilungen von halb klimatalogischem, halb systematischem Werthe, welche die grossen Ländermassen zweckmässig gliedern lassen und unter dem Namen »Vegetationsregionen« eine willkommene Verbindung der klimatischen Gliederung mit den einzelnen Florengebieten erlauben, indem sie wiederum zu einer Einheit gestalten, was sich ja überall thatsächlich als Einheit darstellt: eine bestimmte Flora ausgerüstet mit bestimmter Periodicität und mit nach Vegetationsformen verschiedenartiger, aber doch einheitlich zusammenpassender Biologie.

Die physikalische Geographie geht zu ihren Zwecken, die eine Erklärung und ein Verständniss des örtlich verschiedenen Landschaftsbildes von der Botanik verlangen, von den auffälligsten Erscheinungen aus, welche die Pflanzenwelt darbieten kann, und diese bestehen in »Vegetationsformationen«, gebildet durch den geselligen Aneinanderschluss gleicher, gleichartiger oder auch verschiedenartiger Gewächse. Ein Fichten- oder Buchenwald, eine von *Calluna vulgaris* gebildete Haide, sind Beispiele für eine aus gleichen Gewächsen in der Hauptsache bestehende Formation, ein aus hunderten von Arten gebildeter geschlossener Tropenwald für eine aus gleichartigen Gewächsen bestehende Formation, eine tropische Savane aus hohen Gräsern mit einzeln eingestreuten, starkbelichteten Bäumen dazwischen für eine solche aus verschiedenartigen Gewächsen. Die bekännten Vegetationsformationen, als welche man gewöhnlich Wälder, Gebüsche, Wiesen, Steppen, Moore, Haiden, Fels- und Wasserbewohner mit vielen Modificationen zu nennen pflegt, bekommen ihren Charakter durch diejenigen Vegetationsklassen, welche zu ihrer Bildung zusammentreten und eine geschlossene oder lückenhafte Vegetationsdecke in der Landschaft bilden; die Vegetationsklassen aber bestehen selbst aus einer Reihe biologischer Vegetationsformen, repräsentirt in jedem Florenreich durch ganz bestimmte Sippen des Systems. Die letzteren bilden also wiederum die nothwendige Grundlage für jede Landschafts-Charakterisirung, ebenso wie die Vegetationsskizze derselben auf die Biologie der am hauptsächlichsten in den herrschenden Vegetationsformationen vertretenen Vegetationsform, oft nach Einzelarten getrennt, einzugehen hat.

Auf einer zweckmässigen Verbindung beider Gesichtspunkte unter Hervorhebung der auffälligen Momente in den thatsächlichen Erscheinungen, unter Begründung durch die jedem Florenreich zukommenden Charaktere einerseits und durch die in der Wechselwirkung von Klima, Standort und Pflanzenleben liegenden Erscheinungen andererseits, beruht die von der physikalischen Geographie geforderte Charakterisirung der »Vegetation der Erde«, wie sie bisher erst einmal, von Grisebach i. J. 1872, als erster grossartig entworfener Versuch geschrieben worden ist. Sie tritt aus dem Rahmen der eigentlichen botanischen Wissenschaft heraus und hinüber in die allgemeine physikalische Geographie, indem sie sich mit der geologischen Entwickelung der Erde, mit dem orographischen Aufbau der Continente und Inseln, und mit der Klimatologie zu einem Gesammtbilde zusammenzufügen sucht und daher die Aufgabe erfüllen muss, alle als richtig anerkannten leitenden Gesichtspunkte der Pflanzengeographie in sich zu verkörpern und einem jeden die ihm zukommende Erklärungssphäre zuzuweisen.

Die Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle

von

Dr. A. Zimmermann,
Privatdocent der Botanik an der Universität Leipzig.

Im Nachfolgenden soll die pflanzliche Zellenlehre ungefähr in demselben Umfange dargestellt werden, wie dieselbe zuletzt vor nunmehr fast 20 Jahren von HOFMEISTER in seiner »Lehre von der Pflanzenzelle« geschildert wurde. Natürlich gestatten aber die in den letzten beiden Decennien gewonnenen Einblicke in den feineren Bau der Zelle, die namentlich der Vervollkommnung unserer optischen Hilfsmittel und Präparationsmethoden zu danken sind, eine viel eingehendere Besprechung einzelner Abschnitte der Zellenlehre, als vor 20 Jahren möglich war.

Bei der grossen Menge des zu bewältigenden Materiales war es mir leider nicht möglich, alle einschlägigen Beobachtungen einer genaueren Prüfung zu unterwerfen. Dahingegen habe ich mich bemüht, die vorliegende Literatur möglichst vollständig zu berücksichtigen und namentlich die von den verschiedenen Autoren angewandten Beobachtungsmethoden und die aus den angeführten Beobachtungen gezogenen Schlüsse einer kritischen Sichtung zu unterziehen. Das am Ende dieser Arbeit gegebene Literaturverzeichniss[1]) macht jedoch auf Vollständigkeit keinen Anspruch; vielmehr glaubte ich in dasselbe nur diejenigen Arbeiten aufnehmen zu sollen, die mir auch jetzt noch für das Studium der Zellenlehre verwendbar erschienen. Arbeiten, die nur von historischem Interesse sind oder in Folge zu unkritischer Behandlungsweise des Stoffes eine Berücksichtigung nicht verdienen, werden in demselben nicht mit aufgeführt. Die ausländische Literatur wurde nur in soweit berücksichtigt, als sie in französischer, englischer oder deutscher Sprache verfasst ist.

Schliesslich möchte ich noch um einige Nachsicht bitten, falls ich die eine oder die andere werthvolle Arbeit übersehen haben sollte. Ein jeder, der die enorme Zersplitterung der Literatur über die Zellenlehre kennt, wird dies hoffentlich begreiflich und verzeihlich finden.

---

[1]) Es mag an dieser Stelle hervorgehoben werden, dass sich auf dieses Literaturverzeichniss die im Text hinter den Autornamen befindlichen Zahlen beziehen; und zwar geben die römischen Ziffern die Arbeit, die arabischen die Seite an.

Einleitung.

Betrachtet man ein beliebiges parenchymatisches Gewebe einer höheren Pflanze oder eine Fadenalge, wie z. B. *Spirogyra*, unter dem Mikroskop, so wird man nicht darüber in Zweifel sein können, dass dieselben in Organe oder Organismen von gewisser Individualität gegliedert sind. Diese Elementarorganismen sind es nun, die jetzt allgemein als Zellen bezeichnet werden. Allerdings hat diese Bezeichnungsweise, die schon im Jahre 1667 von Robert Hooke[1]) eingeführt wurde und bekanntlich von dem Vergleich mit den Zellen eines Bienenstockes herrührt, in neuerer Zeit mehrfach Anstoss erregt, da die Zelle immer mehr als hochdifferenzirter Organismus erkannt wurde, während das Wort »Zelle« *(cellula)* wörtlich übersetzt, natürlich nichts anderes als Kämmerlein bedeutet. Man hat es sogar versucht, dasselbe durch neugebildete Worte zu ersetzen, so hat z. B. Häckel für Zelle das Wort »Plastide« einführen wollen. Da sich jedoch das Wort »Zelle« nun einmal so vollständig eingebürgert hat, dass es jetzt wohl Niemandem mehr einfallen wird, bei demselben an eine mit Luft erfüllte Kammer oder eine Bienenzelle zu denken, scheint dies gänzlich überflüssig, und es sind denn auch in der That alle Versuche, die das Wort Zelle zu verdrängen bezweckten, gänzlich gescheitert.

Berücksichtigt man nun ausschliesslich die bereits erwähnten einfachsten Fälle, so dürfte es auch überflüssig erscheinen, eine genauere Definition des Begriffes »Zelle« zu geben; dieselbe wird aber nothwendig, wenn man eine Anzahl von Fällen mit in die Betrachtung zieht, bei denen die Gleichwerthigkeit der in Frage kommenden Gebilde mit den typischen Zellen angezweifelt werden kann und auch in der That angezweifelt wurde. Um auch für diese Fälle Anhaltspunkte zu gewinnen, scheint es mir zweckmässig, zunächst die Frage zu erörtern, aus welchen Bestandtheilen die Zellen bestehen und welche für die Entwicklungsfähigkeit derselben nothwendig sind. In dieser Hinsicht treten nun an den bereits erwähnten typischen Zellen vor allem 3 Bestandtheile sofort hervor:

1. Die feste Cellulose-Membran, die die Zelle nach aussen hin abschliesst.
2. Der Plasmakörper, der als ebenfalls ununterbrochener, aber mehr flüssiger Schlauch der Membran unmittelbar anliegt und zahlreiche sehr verschiedenartige Einschlüsse enthält, von denen jedoch nur der dem Plasmakörper stofflich jedenfalls sehr nahe stehende Zellkern eine allgemeine Verbreitung zu besitzen scheint.
3. Die mit Zellsaft erfüllten Vacuolen.

Diese 3 Theile sind nun aber von sehr ungleicher Dignität für die Zelle, indem sowohl die Membran, als auch der Zellsaft bei verschiedenen Pflanzenzellen fehlen, die sich trotzdem in normaler Weise fortzuentwickeln vermögen. So haben wir in den Schwärmsporen, die von vielen Algen und Pilzen entwickelt werden, Zellen vor uns, die aus der Membran frei heraustreten und ohne jede Zellmembran sich verschieden lange Zeit frei im Wasser bewegen und meist erst, wenn sie zur Ruhe gekommen sind, mit einer Membran umgeben.

---

[1]) cf. Darapsky (5). In der Arbeit des genannten Autors findet sich die geschichtliche Entwicklung der gesammten Zellentheorie, auf die ich an dieser Stelle verweisen möchte, da mir ein specielles Eingehen auf dieses Thema nicht geboten erscheint. Man vergl. darüber auch Sachs (I. 235 seq.).

Immerhin gehören derartige membranlose Zellen doch zu den Ausnahmefällen und werden häufig auch von den mit einer Membran umgebenen Zellen als Primordialzellen unterschieden.

Der Zellsaft fehlt ferner in fast allen sehr jugendlichen Zellen, so wird z. B. in den Zellen am Vegetationspunkt der höheren Gewächse der gesammte von der Zellmembran umschlossene Raum vom Plasmakörper ausgefüllt; dass diese Zellen sich aber trotzdem in normaler Weise fortzuentwickeln vermögen, ist ohne weiteres einleuchtend.

Ganz anders verhalten sich nun aber Zellen ohne Plasmakörper, dieselben sind stets einer jeden weiteren Entwicklung unfähig. Hiermit soll aber natürlich nicht gesagt werden, dass dieselben nicht trotzdem für den Gesammtorganismus von grosser Bedeutung sein könnten. So bieten ja im Gegentheil die Tracheiden des Coniferenholzes ein treffliches Beispiel dafür, dass auch todte Zellmembranen, die keine Spur des Plasmakörpers mehr einschliessen, noch der Pflanze von Nutzen sein können; denn diese sind es ja, in denen sich der aufsteigende Saftstrom im Stamme emporbewegen muss. Aehnliches gilt von den Bastzellen, die bekanntlich dem Pflanzenkörper in derselben Weise seine Festigkeit verleihen, wie das Skelett den höheren Thieren. Dennoch können diese Zellen insofern als todte Zellen oder Zellenleichen bezeichnet werden, als sie namentlich des Wachsthums und der Vermehrung gänzlich unfähig sind. Uebrigens sind nicht nur die beiden ebengenannten Vorgänge an die Anwesenheit des Plasmakörpers gebunden, vielmehr ist er es auch, der allein den genannten Stoffwechsel der Pflanze beherrscht und bei allen Reizerscheinungen unzweifelhaft die wichtigste Rolle spielt.

Wir sind somit berechtigt, den Plasmakörper nicht nur als den alleinigen Träger des Lebens innerhalb der Zelle anzusehen, sondern auch als den einzigen Bestandtheil, der nothwendiger Weise in jeder lebensfähigen Pflanzenzelle vorhanden sein muss.[1])

Auf der anderen Seite kann es jedoch fraglich erscheinen, ob man jeden innerhalb der Pflanze auftretenden isolirten lebensfähigen Plasmakörper als Zelle bezeichnen soll, und es scheint mir in dieser Beziehung namentlich die von J. v. Sachs (II.) eingeführte Terminologie eine eingehendere Besprechung zu verlangen, nach der verschiedene niedere Pflanzen, bei denen ausser bei der Bildung der Fortpflanzungsorgane niemals eine Gliederung des Plasmakörpers stattfindet, wie z. B. bei den *Mucorineen*, *Saprolegniaceen* und *Siphoneen*, nicht mehr wie früher als einzellig, sondern als nicht cellulär bezeichnet werden. Der genannte Autor unterscheidet somit zwischen cellulären und nicht cellulären Pflanzen, die letzteren nennt er auch wohl Coeloblasten.

Wenn man nun berücksichtigt, dass manche Vertreter der genannten Familien wie z. B. *Caulerpa* mehrere Fuss lang werden und eine hohe äussere Gliederung ihres Thallus zeigen können, an dem sich in manchen Fällen sogar Stamm, Wurzel und Blatt unterscheiden lassen, so wird man zugeben müssen, dass hier eine ganz eigenthümliche Wachsthumsweise vorliegt, und es mag auch ganz zweckmässig erscheinen, diese Pflanzen, soweit man an ihnen diese eigenartige Wachsthumsweise hervorheben will, als Coeloblasten zu bezeichnen. Auf der anderen Seite scheint mir jedoch auch diejenige Auffassungsweise, nach der der gesammte Organismus dieser Pflanzen als eine Zelle bezeichnet wird, vollkommen berechtigt, denn eine morphologische Unterscheidung zwischen ihnen und den typischen Zellen ist durchaus nicht durchführbar. So kann namentlich die Vielkernigkeit der Coeloblasten in dieser Beziehung nicht in Frage kommen, da es, wie wir noch näher sehen werden, auch typische Zellen mit zahlreichen Zellkernen giebt. Ebenso fehlt es auch, was die Grösse und reiche Gliederung der Coeloblasten-Zelle anlangt nicht an analogen Fällen bei den höheren Gewächsen. Ich erinnere in dieser Beziehung nur an die ungegliederten Milchröhren oder Milchzellen der *Euphorbiaceen*, *Urticaceen* etc. die bekanntlich dadurch entstehen, dass eine junge Meristemzelle zwischen die angrenzenden Zellen hineinwächst und unter Bildung zahlreicher Seitenäste in gleicher Weise fortwächst, wie das Mycelium eines *Mucors* im Nährboden. Die Milchröhre stellt denn auch im ausgebildeten Zustande einen ebenso reich gegliederten Schlauch dar, wie jene Pilzmycelien und enthält überdies ebenfalls zahlreiche Zellkerne. Dass man aber die ungegliederten Milchröhren am zweckmässigsten als Zellen bezeichnet, wie dies auch bereits mehrfach in der Literatur geschehen, scheint mir daraus hervorzugehen, dass sie sich abgesehen von ihrer reichen Gliederung nicht von einer typischen Zelle unterscheiden und überdies ohne irgend eine wesentliche Metamorphose aus einer solchen hervorgehen.

---

[1]) Auf die Frage, ob der im Plasmakörper enthaltene Zellkern zu den nothwendigen Bestandtheilen der Zelle gehört, werden wir noch später einzugehen haben.

Es scheint mir somit geboten jeden isolirten lebensfähigen Plasmakörper mit Einschluss der die äussere Begrenzung bewirkenden Membran — wenn eine solche vorhanden ist — als Zelle zu bezeichnen, mag derselbe nun im Inneren einer hochdifferenzirten Pflanze auftreten oder mag er den gesammten Organismus einer Pflanze bilden. Zu bemerken ist jedoch noch, dass die Isolirung der Plasmakörper verschiedener Zellen keineswegs in allen Fällen eine ganz vollständige zu sein braucht. So haben, wie wir noch eingehend zu besprechen haben werden, die neueren Untersuchungen ergeben, dass in vielen Fällen die zwischen 2 lebenden Zellen liegende Membran durch zarte plasmatische Fäden durchsetzt wird, die eine unmittelbare Verbindung der Plasmakörper der benachbarten Zellen bewirken. Immerhin sind diese Plasmafäden doch in allen Fällen so fein, dass ein ergiebiger Stoffaustausch durch dieselben nicht wohl denkbar ist und mithin trotz des Vorhandenseins jener Plasmaverbindungen den betreffenden Zellen eine gewisse Selbständigkeit nicht abgesprochen werden kann, die ihre Bezeichnung als Elementarorganismen rechtfertigt.

Eine Schwierigkeit in der Terminologie könnten nur noch die Zellfusionen machen. Was nun zunächst denjenigen Fall der Zellfusion anlangt, der bei der Conjugation und der geschlechtlichen Fortpflanzung vieler niederer Gewächse eintritt und bei der sich die Verschmelzung der Zellbestandtheile sogar bis auf die Kerne erstreckt, so wird hier wohl niemand Bedenken tragen das Produkt der Zellfusion, die Zygospore oder Oospore wieder als Zelle zu bezeichnen.

Fraglich könnte es jedoch erscheinen, ob man z. B. auch die gegliederten Milchröhren als Zellen bezeichnen soll. Da jedoch auch bei ihnen eine vollständige Verschmelzung der Plasmakörper eintritt und die gegliederten Milchröhren sich im ausgebildeten Zustande in keinem wesentlichen Punkte von den ungegliederten Milchröhren unterscheiden, scheint mir eine solche Bezeichnungsweise nicht ganz unberechtigt. Es mögen dieselben aber auch immerhin, namentlich wenn es darauf ankommt, ihre Entstehungsweise hervorzuheben, als Zellfusionen bezeichnet werden.

Es mag hier noch bemerkt werden, dass man für den Plasmakörper einer solchen Zellfusion auf Vorschlag von HANSTEIN (I, 9) vielfach den Ausdruck »Symplast« anwendet.

I. Abschnitt.

Morphologie der Zelle.

Da, wie bereits hervorgehoben wurde, der Plasmakörper unstreitig den wichtigsten Theil, den Träger des Lebens, innerhalb der Zelle, darstellt, wollen wir auch mit der eingehenden Besprechung desselben diesen Abschnitt beginnen.

Zunächst mag jedoch noch darauf hingewiesen werden, dass wir in dem lebendem Plasmakörper stets eine mehr oder weniger grosse Menge verschiedenartiger Einschlüsse beobachten, die sich von der eigentlichen Grundmasse desselben scharf abheben. Man bezeichnet nun die Letztere, also die gesammte Masse des Plasmakörpers, die nach Abzug sämmtlicher Einschlüsse übrig bleibt, neuerdings auf Vorschlag von Strasburger gewöhnlich als Cytoplasma.[1]

Unter den Einschlüssen des Cytoplasmas sind nun zunächst solche, die diesem stofflich jedenfalls noch sehr nahe stehen, der verschiedenartigsten Metamorphosen fähig sind und auch im Chemismus der Zelle stets eine aktive Rolle zu spielen scheinen. Es sind dies der Zellkern, die Chlorophyllkörper, die Farbstoffkörper und die Stärkebildner. Von diesen werden die drei zuletzt genannten Körper, aus Gründen, die wir noch später eingehend zu besprechen haben werden, unter der Bezeichnung Chromatophoren zusammengefasst. Der Zellkern und die Chromatophoren dürften zweckmässig als die plasmatischen Einschlüsse des Cytoplasmas bezeichnet werden.

Dem gegenüber stehen nun andere Einschlüsse, die im Plasmakörper jederzeit neu gebildet werden können und bei den chemischen Umsetzungen innerhalb der Zelle stets nur eine passive Rolle spielen; es sind dies namentlich die Proteinkörner, Proteinkrystalloide, Stärkekörner, Krystalle von Gyps, Calciumoxalat, Oeltropfen, Gerbstoffkugeln etc. Alle diese letzgenannten Körper mögen dem Zellkern und den Chromatophoren gegenüber als die leblosen Einschlüsse des Plasmakörpers bezeichnet werden.

Kapitel 1.

Gestalt des Plasmakörpers.

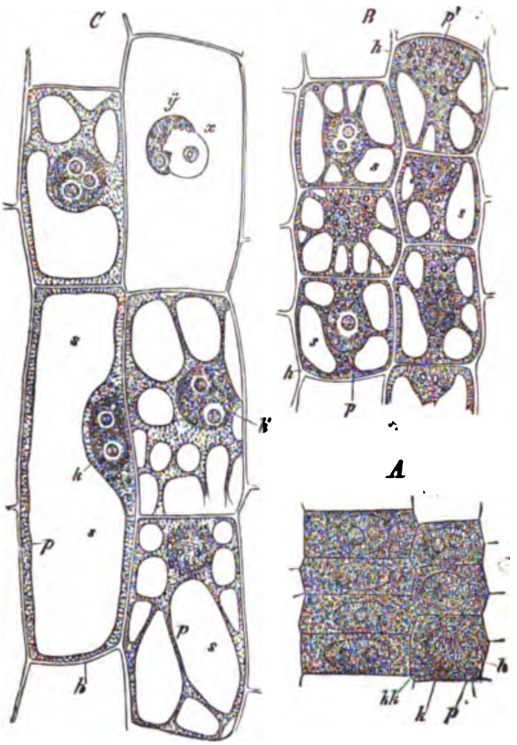
Die Gestalt des Plasmakörpers ist je nach der Form der denselben umschliessenden Zellmembran und der Vertheilung der in seinem Innern enthaltenen mit Zellsaft erfüllten Vacuolen sowohl in verschiedenen Zellen als auch in derselben Zelle während verschiedener Entwickelungsstadien eine sehr verschiedene.

Was nun zunächst das Verhältniss des Plasmakörpers zur Zellmembran anlangt, so liegt derselbe der Membran stets unmittelbar an und erfüllt auch die feinsten Poren derselben, so dass sich Plasmakörper und Membran wie Siegel und Petschaft zu einander verhalten. Es ergiebt sich somit die äussere Abgrenzung des Plasmakörpers unmittelbar aus der Gestaltung der Innenseite der Zellmembran, auf die wir in einem späteren Kapitel ausführlich zu sprechen kommen werden.

Bezüglich der Vertheilung von Plasma und Zellsaft innerhalb des von der Membran umschlossenen Raumes herrscht jedoch nur insofern eine ausnahmslose Uebereinstimmung, als der Zellsaft in keiner lebenden Zelle mit der Membran unmittelbar in Berührung kommt. Der Plasmakörper bildet vielmehr, wenn es überhaupt zur Ausscheidung von Zellsaft innerhalb desselben gekommen ist, stets einen ununterbrochenen Schlauch in der Zelle, für den man auch jetzt wohl noch hin und wieder die von H. v. MOHL herrührende Bezeichnung »Primordialschlauch« anwendet.‹

---

[1] Von κύτος Höhlung, Zelle.



(B 537.) Fig. 1.

Parenchymzellen aus der mittleren Schicht der Wurzelrinde von *Fritillaria imperialis* A dicht über der Wurzelspitze; B 2 Millim., C 7—8 Millim. über der Wurzelspitze; p Cytoplasma, k Kern, kk Kernkörperchen, s Vacuolen, h Zellmembran, xy eine verletzte Zelle. (550.) (Nach SACHS.)

Ferner findet bei höheren Pflanzen meist eine gewisse Regelmässigkeit in der Ausbildung des Plasmakörpers während der Entwickelung der Zellen statt. Untersucht man zunächst Zellen aus denjenigen Partien der Pflanze, wo Neubildung der Organe stattfindet, aus den Vegetationspunkten des Stengels oder der Wurzel, so wird man nach von Zellsaft erfüllten Vacuolen vergeblich suchen und sehen, dass der gesammte von der Zellmembran umschlossene Raum von dem Plasmakörper eingenommen wird. (cf. Fig. 1, A). Geht man dann aber allmählich zu etwas älteren Partien über, so findet man, dass mit dem Wachsthum der Zellen die Zunahme der Plasmamasse nicht in gleicher Weise stattfindet. Man sieht dann zunächst eine mehr oder weniger grosse Anzahl von rundlichen Vacuolen innerhalb des Plasmakörpers auftreten (cf. Fig. 1, B). Diese nehmen an Grösse immer mehr zu, dagegen vermindert sich gleichzeitig ihre Zahl, indem höchst wahrscheinlich ein Zusammenfliessen derselben stattfindet. Schliesslich ist nur noch eine grosse Vacuole vorhanden, die den gesammten Innenraum der Zelle einnimmt, wärend der Plasmakörper nur noch einen dünnen der Cellulosemembran unmittelbar anliegenden Schlauch bildet (cf. Fig. 1 C, die Zelle links unten).

In vielen Fällen wird der Plasmakörper sogar zu einer so feinen Haut, dass sich derselbe der directen Beobachtung entzieht und nur noch durch gewisse Kunstgrifte das Vorhandensein desselben constatirt werden kann; und zwar kann man zu diesem Zwecke sehr gut die Färbung desselben mit Jod oder geeigneten Farbstoffen verwenden, namentlich aber die Ablösung des Plasmakörpers von der Zellmembran durch Zusatz von wasserentziehenden Mitteln. Mit Hilfe der letztgenannten Stoffe, deren Wirkungsweise in einem späteren Kapitel eingehend besprochen werden soll, gelang es z. B. SCHORLER (I, 8) im Holz von Taxus selbst in den Markstrahlzellen des 21. Jahrringes einen geschlossenen Primordialschlauch nachzuweisen.

Abweichend von dem soeben geschilderten typischen Entwickelungsgange zeigt nun der Plasmakörper in zahlreichen Zellen während der ganzen Lebensdauer derselben eine viel complicirtere Gestaltung. Der häufigste Fall dieser Art ist der, dass der Zellkern niemals in den plasmatichen Wandbelag wandert, sondern auch in der ausgewachsenen Zelle die Mitte derselben einnimmt. Er ist dann von einer mehr oder weniger grossen Masse von Cytoplasma umgeben, die man neuerdings auf Vorschlag von Hanstein (I, 9) mehrfach als »Kerntasche« bezeichnet. Diese Kerntasche, die sich übrigens stofflich in keiner Weise von dem übrigen Cytoplasma unterscheidet, steht dann stets durch Plasmafäden mit dem Wandbelag in Verbindung, die häufig in beträchtlicher Anzahl das ganze Zellumen durchziehen und sich auch wiederholt verzweigen können, bevor sie den Wandbelag erreichen. Als Beispiel für diese Anordnung des Cytoplasma mag Fig. 2, A, dienen, die eine Zelle aus einem Borstenhaar von *Ecballium agreste* darstellt.

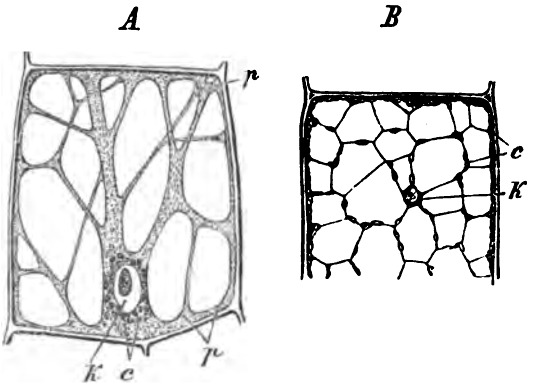


Fig. 2. (B. 538.)

A Zelle aus dem Haare eines jungen Blattstieles von *Ecballium agreste*. B Stück einer Zelle von *Cladophora* spec. Bei beiden auf die Mitte der Zelle eingestellt. k Zellkern, c Chlorophyllkörper, p Cytoplasma. (190.)

In anderen Fällen zeigt der Plasmakörper insofern eine abweichende Gestalt, als der Innenraum der Zellen nicht von Plasmafäden durchsetzt wird, sondern durch plasmatische Platten in einzelne Kammern zerlegt wird. Dies ist z. B dauernd in den Zellen der *Cladophora*-Arten der Fall, wie von Mitscherlich (nach Hofmeister I, 38) zuerst beobachtet wurde. Hier sieht man, namentlich wenn man möglichst stärkefreie und chlorophyllarme Exemplare zur Untersuchung verwendet, den Innenraum der Zellen von zahlreichen feinen Plasmaplatten durchsetzt, die nur stellenweise durch eingeschlossene Chlorophyllkörper oder Zellkerne eine bedeutendere Dicke erlangen. Fig. 2, B, stellt einen Theil einer ziemlich dicken Chladophorazelle im optischen Längsschnitt dar. Die Platten erscheinen hier natürlich als zarte Linien; man kann sich übrigens durch einen Wechsel der Einstellung namentlich bei dünneren Algenfäden relativ leicht davon überzeugen, dass man es hier mit wirklichen Platten zu thun hat.

Einen ähnlichen Bau des Plasmakörpers findet man nach Strasburger (II, 410) auch im Endosperm vieler Pflanzen und im Inneren der *Vaucheria*-Schwärmsporen; ferner ist derselbe sehr schön bei den Zellen von *Sphaeroplea annulina* vor der Bildung der Oogonien zu beobachten. Hier wird der gesammte Inhalt der Zellen durch zarte Plasmaplatten, die ihrer äusseren Erscheinung nach leicht mit zarten Cellulosemembranen verwechselt werden können, in ebensoviele Kammern zerlegt, als Eizellen gebildet werden sollen. Dass wir es hier jedoch in der That nur mit Plasmaplatten zu thun haben, lässt sich einerseits leicht mit Hülfe von chemischen Reagentien nachweisen, ergiebt sich aber andererseits aus der weiteren Entwicklungsweise dieser Zellen. Durch Spaltung der Plasmaplatten in 2 Lamellen erfolgt nämlich alsbald eine Isolirung der durch dieselben abgegrenzten Vacuolen, von denen sich dann allmählich eine jede unter Wasserausstossung zu der kugelförmigen Eizelle abrundet (cf. COHN I und KNY I, 262).

Endlich tritt ein ähnlicher Bau bei den meisten Pilzhyphen auf. Hier sind jedoch vielfach die Plasmaplatten so zart, dass der Plasmakörper dann eher als feines Netzgerüst erscheint. Die Beobachtung wird noch dadurch wesentlich erschwert, dass in den lebenden Zellen die Configuration des Plasmakörpers einem stetigen Wechsel unterworfen ist; am besten gelingt es noch an den relativ dicken Hyphen von *Saprolegnia* oder *Phycomyces* einen Einblick in die Gestaltung des lebenden Plasmakörpers zu gewinnen.

Es kann nun fraglich erscheinen, ob man alle diese von zarten Plasmaplatten begrenzten Zellsaft-Partien als Vacuolen bezeichnen soll. So unterscheidet STRASBURGER in der That zwischen Kammern und Vacuolen. Wenn man jedoch bedenkt, dass in den meisten jugendlichen Zellen die Vacuolen ebenfalls durch mehr oder weniger zarte Plasmaplatten getrennt sind und dass diese sowohl als die Kammern im Sinne STRASBURGER's mit derselben Flüssigkeit, dem Zellsaft, erfüllt sind, so wird man zugeben müssen, dass ein principieller Unterschied zwischen Kammern und Vacuolen jedenfalls nicht vorhanden ist und dass der Ausdruck Kammern als *terminus technicus* keine Berechtigung hat. Ich werde denn auch im Folgenden alle von Zellsaft erfüllten Räume im Innern des Plasmakörpers der lebenden Zelle als Vacuolen bezeichnen.

Die Frage, ob wir in der beschriebenen Kammerung des Cytoplasmas den Ausdruck einer feineren Structur, analog der an thierischen Zellen beobachteten sehen dürfen, wird im nächsten Abschnitt erörtert werden.

Kapitel 2.

Feinere Structur des Cytoplasmas.

In jeder beliebigen lebenden Pflanzenzelle, in der das Cytoplasma eine gewisse Mächtigkeit besitzt, beobachtet man an demselben eine gewisse ins gräuliche spielende Trübung, die dasselbe granulirt erscheinen lässt. Bei der Kleinheit der in Frage kommenden Gebilde muss es jedoch zur Zeit zweifelhaft bleiben, ob wir es im Cytoplasma wirklich mit Körnchen von abweichender Lichtbrechung zu thun haben, oder ob die Trübung desselben nicht, wie NÄGELI (I, 154) annimmt, mindestens zum grössten Theil dadurch hervorgebracht wird, dass die gesammte Masse des Cytoplasmas von einer grossen Menge winziger Wasser oder Zellsaft enthaltender Vacuolen erfüllt ist. Sicher findet man aber im Cytoplasma ganz abgesehen von den bereits anfangs erwähnten grösseren Einschlüssen wie Stärkekörnern, Krystallen etc. sehr häufig auch wirkliche kleine Kügelchen, die sich durch stärkere Lichtbrechung der übrigen Masse des Cytoplasmas gegenüber abheben. Diese Körnchen, deren Grösse häufig in ein und derselben Pflanze nur unerhebliche Schwankungen zeigt, werden neuerdings auf Vorschlag von HANSTEIN (I, 9) als »Mikrosomata« oder »Mikrosomen« bezeichnet. Ihre Gelbfärbung mit Jod und ihre Tinktionsfähigkeit macht es wahrscheinlich, dass dieselben in vielen Fällen wenigstens aus ausgeschiedenen Proteinstoffen bestehen. Sicher werden zur Zeit jedoch auch andere Körper, wie Oeltröpfchen und Gerbstoffkügelchen von verschiedenen Autoren als Mikrosomen bezeichnet. Uebrigens ist auch die Funktion der unzweifelhaft aus Eiweissstoffen bestehenden Mikrosomen noch nicht festgestellt.

Die Trübung des Protoplasmas ist in den meisten Fällen keineswegs in allen Theilen desselben gleich gross; vielmehr erscheint die der Membran unmittelbar anliegende Partie desselben meist fast vollkommen durchsichtig und die Trübung nimmt nach dem Innern der Zelle zu immer mehr zu. Man bezeichnet die äussere hyaline Schicht des Plasmakörpers nach dem Vorgange von Pfeffer (I, 123) jetzt meistens als Hyaloplasma, die mehr granulirt erscheinenden Partien dagegen entweder nach Strasburger als Körnchenplasma oder nach Nägeli (I, 154) als Polioplasma (von πολιός grau). Uebrigens lässt sich zwischen Hyaloplasma und Polioplasma keine scharfe Grenze ziehen, vielmehr nimmt die Trübung des Cytoplasmas nach der Zellwand zu meist allmählich ab, und es muss auch zur Zeit noch zweifelhaft bleiben, ob das Hyaloplasma eine vollkommen homogene Masse bildet, wenigstens beobachtete Schmitz (III, 8) nach vorheriger Behandlung mit Pikrinsäure und Haematoxylin auch im Hyaloplasma eine feine Punktirung. Es lässt sich ferner auch eine directe Umwandelung von Polioplasma in Hyaloplasma und umgekehrt nachweisen; so namentlich bei den Plasmodiensträngen von *Aethalium septicum*, bei denen nach Pfeffer (III, 32) »das Hyaloplasma bald eine mächtige, bald eine verschwindend dünne Schicht ist und mitten in einem ganz aus Hyaloplasma bestehenden dünneren Strange Polioplasma sich unter dem Auge des Beobachters ausbilden kann.«

Mehrfach wurde in der neuesten Zeit die Frage zu beantworten gesucht, ob das Cytoplasma eine feinere Structur besitzt, wie dies am Cytoplasma thierischer Zellen von verschiedenen Autoren beobachtet wurde. Uebrigens lässt sich auch bei diesen nach den sorgfältigen und kritischen Untersuchungen von Flemming (I, 58 seq.) nur soviel mit Sicherheit behaupten, dass in denselben fädige Gebilde von abweichender chemischer Beschaffenheit vorkommen. Ob dieselben aber zusammenhängen oder gar ein regelmässiges Netzgerüst im Cytoplasma bilden, wie mehrfach behauptet wurde, lässt sich nach Flemming auch mit den besten optischen und technischen Hilfsmitteln nicht mit genügender Sicherheit entscheiden. Der genannte Autor weist denn auch namentlich nach, dass alle zum Härten und Färben benutzten Reagentien unter Umständen ganz abnorme Erscheinungen hervorrufen können und dass man häufig zu ganz irrigen Schlüssen kommen muss, wenn man sich einseitig auf Präparate, die sämmtlich mit denselben Reagentien behandelt sind, verlässt und keinen Vergleich mit der lebenden Zelle anstellt. Hervorgehoben mag ferner noch werden, dass bei thierischen Zellen die feinere Structur unzweifelhaft auf dem Vorhandensein von zwei verschiedenen Substanzen im Cytoplasma beruht, die auf Vorschlag von Kupffer (nach Flemming, I, 49) vielfach als Protoplasma und Paraplasma unterschieden werden; und zwar wird dann die Substanz der stärker tinktionsfähigen Plasmafäden als Protoplasma bezeichnet; an Stelle von Paraplasma verwendet man neuerdings auch wohl den von Flemming vorgeschlagenen Ausdruck Interfilarmasse.

Man könnte nun daran denken und es ist dies in der That von Flemming (I, 63) als möglich, wenn auch als unwahrscheinlich, hingestellt, dass die der Interfilarmasse entsprechende Substanz in der Pflanzenzelle durch den Zellsaft repräsentirt würde. In vielen Fällen bildet ja in der That der Plasmakörper, wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, ein so feines Netzgerüst, dass ein Vergleich desselben mit den in thierischen Zellen beobachteten feinen Protoplasmafäden auf den ersten Blick ganz berechtigt erscheint. Das Verfehlte einer solchen Auffassung scheint mir jedoch aus dem Vergleich mit älteren Pflanzenzellen, bei denen der Plasmakörper als einfacher Wandbelag die Zellmembran auskleidet oder auch mit ganz jugendlichen Pflanzenzellen, dessen Vacuolen noch ganz fehlen, unzweifelhaft hervorzugehen. Müsste man doch unter jener Annahme als Analogon jener feinen Fäden, die meist überhaupt nur mit Hilfe unserer besten optischen Mittel beobachtet werden können, in dem ersten Falle einen oft mehrere Millimeter langen Schlauch, in dem anderen eine massive würfelförmige oder polyedrische Plasmamasse ansehen. Ueberdies ist auch der Zellsaft stets eine Flüssigkeit, in der namentlich grössere Mengen von Proteinstoffen bislang nicht mit Sicherheit nachgewiesen wurden.

Es hat somit nur einen Sinn von einer feineren Structur im Plasmakörper der Pflanzenzellen zu reden, wenn innerhalb des Cytoplasmas selbst morphologisch unterscheidbare Substanzen vorhanden sind, und der Gegensatz zwischen Cytoplasma und Vacuolen muss hier ganz ausser Betracht gelassen werden, was übrigens auch in neueren botanischen Untersuchungen keineswegs immer geschieht.[1]

Durchmustert man nun unter Berücksichtigung der soeben entwickelten Gesichtspunkte die botanische Literatur, so wird man finden, dass die in dieser Richtung angestellten Beobachtungen noch gänzlich unzureicheud sind und dass ein sicheres Urtheil über die feinere Structur des Cytoplasmas zur Zeit noch nicht gefällt werden kann.

Was zunächst dle Untersuchungen von STRASBURGER (II, 396 ff.) anlangt, so beobachtete dieser in einigen Fällen eine radialstreifige Struktur des Cytoplasma, so namentlich im Endosperm zahlreicher Phanerogamen und bei *Spirogyra*.[2] Was nun zunächst die radiale Streifung im Endosperm anlangt, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass dieselbe mit den vorausgegangenen Zelltheilungen und mit der später erfolgenden Membranbildung in irgend welcher Beziehung steht, und es bleibt somit als der einzige an dem Cytoplasma einer nicht in Theilung begriffenen Zelle beobachtete Fall die radiale Streifung in den Zellen von *Spirogyra* übrig. Doch auch hier scheint die Streifung nur unter besonderen Bedingungen aufzutreten, wenigstens ist es mir trotz wiederholter Bemühungen niemals gelungen, an irgend einer der untersuchten *Spirogyra*-Arten auch nur Andeutungen von einer regelmässigen radialen Streifung aufzufinden. Jedenfalls scheint es mir unstatthaft, aus den erwähnten Untersuchungen irgend welche allgemeinere Schlüsse auf die feinere Struktur des Cytoplasmas der Pflanzenzellen zu ziehen.

Viel ausgedehnter sind nun allerdings die Untersuchungen von SCHMITZ (III). Leider liegt über dieselben aber bislang nur eine im Jahre 1880 erschienene vorläufige Mittheilung ohne alle Abbildungen vor. Nach dieser (III, 7) erscheint nun das Cytoplasma in jüngeren Zellen fast überall feinpunktirt, in älteren Zellen soll ferner entweder diese Punktirung in der gesammten Masse des Cytoplasma erhalten bleiben oder eine Umwandlung derselben in ein Gerüstwerk von Fibrillen stattfinden; und zwar soll sich diese Umwandlung bald auf die innersten Theile des Cytoplasmas beschränken, bald auf die gesammte Masse derselben erstrecken.

---

[1] cf. SCHMITZ III, 5 und STRASBURGER I, 409.

[2] Die von demselben Autor an der äussersten Schicht der *Vaucheria*-Schwärmsporen beobachtete Streifung wurde von SCHMITZ (VI, 4 d. Sep.) auf das Vorhandensein von Zellkernen zurückgeführt. Die Angaben des genannten Forschers hat übrigens auch STRASBURGER (VI, 88) neuerdings bestätigt gefunden.

Diese Fibrillen sollen ferner nach SCHMITZ in den meisten Fällen netzförmig zusammenhängen.

Die Angaben von SCHMITZ scheinen mir jedoch um so mehr noch der Bestätigung bedürftig, als seine Beobachtungen fast ausschliesslich an Material angestellt wurden, das zuvor mit Pikrinsäure und Haematoxylin behandelt war. Ausserdem handelt es sich in den von SCHMITZ angeführten Fällen jedenfalls häufig einfach um den Gegensatz von Cytoplasma und Zellsaft.

Es soll jedoch mit obigen keineswegs die Möglichkeit einer feineren Struktur im Cytoplasma in Abrede gestellt werden; es schien mir nur geboten, darauf hinzuweisen, dass zur Zeit keine mit der nöthigen Kritik angestellten umfassenden Untersuchungen über diesen Gegenstand vorliegen, und dass es jetzt noch nicht möglich ist, in dieser Hinsicht ein irgendwie abschliessendes Urtheil zu fällen.

Kapitel 3.

Chemische Zusammensetzung des Cytoplasmas.

Es muss zunächst betont werden, dass der Ausdruck Cytoplasma ein rein morphologischer Begriff ist und vor Allem nicht zur Bezeichnung einer bestimmten chemisch definirbaren Substanz dienen kann. Da, wie bereits hervorgehoben wurde, im Plasmakörper sich die wichtigsten Stoffumwandlungen des pflanzlichen Organismus abspielen, so kann es uns natürlich nicht wundern, dass wir es in demselben einerseits mit sehr complicirt zusammengesetzten chemischen Verbindungen und andererseits auch mit einem Gemenge sehr verschiedenartiger Stoffe zu thun haben. So ist es denn auch in der That REINKE (II) gelungen, in den Plasmodien von *Aethalium septicum* nicht weniger als 27 verschiedene Verbindungen nachzuweisen, und es steht mit Sicherheit zu erwarten, dass mit Verbesserung der analytischen Methoden sich diese Zahl noch um ein Bedeutendes vergrössern wird, da es sich hier ganz vorwiegend um solche chemische Verbindungen handelt, deren chemische Eigenschaften und Nachweisungsmethoden bislang nur unvollkommen erforscht sind. Letzterer Umstand macht es denn auch zur Zeit unmöglich, das Cytoplasma der übrigen Pflanzen einer genauen Analyse zu unterwerfen, um so mehr, da bei ihnen die Untersuchung überdies noch durch die geringen Mengen des zu Gebote stehenden Materiales und dadurch, dass dasselbe in die die Diffusion nicht gestattende Cellulosemembran eingeschlossen ist und von dem umschlossenen Zellsaft nicht getrennt werden kann, ganz bedeutend erschwert wird. Es dürfte überhaupt ein Einblick in diese Verhältnisse erst gewonnen werden, wenn die chemischen Eigenschaften der in Frage kommenden Substanzen genau festgestellt und namentlich zuverlässige mikrochemische Nachweisungsmethoden für dieselben aufgefunden sein werden.

Es kann nun aber nicht zweifelhaft erscheinen, dass nicht alle im Cytoplasma auftretenden Stoffe eine active Rolle im Leben der Zelle spielen. Vielmehr finden wir unter denselben zunächst solche, die von aussen der Pflanze zugeführt sind, mögen sie nun wirkliche Nährstoffe darstellen, oder auch niemals in den Chemismus der Pflanze eingreifen; ferner auch Uebergangsprodukte von den Nährstoffen zu der lebenden Substanz des Plasmas und den membranaufbauenden Kohlehydraten. Ausserdem sind auch wohl stets mannigfache Produkte der rückbildenden Metamorphose im Cytoplasma enthalten, die zum Theil nie wieder eine Verwendung im Chemismus der Pflanze finden und als Secrete bis zum Tode der Zellen am Orte ihres Entstehens verbleiben, zum Theil aber auch wohl wieder zu plastischen Stoffen regenerirt werden können.

Bei unserer Unkenntniss über den specielleren Verlauf der im Innern der Zelle sich abspielenden chemischen Prozesse ist es jedoch zur Zeit nicht möglich, mit Sicherheit anzugeben, ob im Gegensatz zu allen den obengenannten mehr accessorischen Bestandtheilen des Plasmakörpers eine ganz bestimmte chemische Verbindung oder Klasse ähnlich constituirter Verbindungen als eigentlicher Lebensträger und als Vermittler der chemischen Umsetzungen innerhalb der Zelle anzusehen ist. Immerhin hat die bis vor Kurzem allgemein verbreitete Ansicht, dass die Eiweissstoffe oder proteinartigen Verbindungen als die eigentlichen und einzigen Lebensträger innerhalb der Zelle anzusehen seien, eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich. Vor Allem spricht hierfür die allgemeine Verbreitung dieser Stoffe im Cytoplasma aller lebensfähigen Zellen, sowie der Umstand, dass sie gerade in den Zellen, in denen die energischsten Lebensäusserungen zu beobachten sind, auch in reichster Menge angetroffen werden. Allerdings dürfen wir auf keinen Fall alle in der Zelle enthaltenen Proteinstoffe auch als lebensthätige Theile des Cytoplasmas ansehen, viel mehr scheint es geboten, wie dies bereits mehrfach geschehen, zwischen aktiven und Reserve-Proteinstoffen zu unterscheiden. Zu letzteren gehören dann namentlich die im Samen enthaltenen Proteinkörner und Proteinkrystalloide, auf die wir noch später eingehend zurückkommen werden, ferner aber auch wohl die sogen. Mikrosomen, soweit sie aus Proteinstoffen bestehen, endlich ist es aber auch nicht unwahrscheinlich, dass sich in vielen Fällen auch im Cytoplasma gelöste Proteinstoffe vorfinden, die nicht am Stoffwechsel aktiv betheiligt sind.

Es mag an dieser Stelle hervorgehoben werden, dass von verschiedenen Autoren, so z. B. HANSTEIN (III, 710), LOEW u. a. das Wort Protoplasma ausschliesslich zur Bezeichnung des lebensthätigen Theiles des Cytoplasmas, des activen Eiweisses, angewandt wird. HANSTEIN hat dem entsprechend auch für die ausser den lebensthätigen Proteinstoffen im Cytoplasma enthaltenen, noch ungestalteten assimilirten Stoffe die Bezeichnung Metaplasma¹) vorgeschlagen, die auch jetzt noch hin und wieder in der botanischen Literatur angewandt wird. Andere Autoren, wie namentlich REINKE (II und III) gebrauchen dagegen das Wort Protoplasma im Wesentlichen als gleichbedeutend mit Cytoplasma.

Was nun die chemischen Eigenschaften der Proteinstoffe anlangt, so sind dieselben leider zur Zeit so wenig enträthselt, dass über ihre chemische Constitution, Classificirung und Isolirung noch keine irgendwie abschliessenden Resultate gewonnen werden konnten. Ich verweise desshalb in dieser Beziehung auf die in dieser Encyklopädie von DRECHSEL verfasste, sehr ausführliche Zusammenstellung²) der über die Eiweisstoffe vorliegenden Literatur. Es scheint mir dies

---

¹) Nicht zu verwechseln hiermit ist der von DE BARY (I, 82) eingeführte Ausdruck Epiplasma. Hiermit bezeichnete der genannte Autor früher eine durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen und eigenthümlich glänzendes Aussehen ausgezeichnete Substanz, die sich in den Ascis der meisten Ascomyceten namentlich nach der Sporenbildung vorfindet. Da aber nach Untersuchungen von ERRERA die eigenartige Beschaffenheit derselben lediglich durch reichen Glycogengehalt hervorgebracht hat, hat DE BARY neuerdings für Epiplasma den Ausdruck Glycogenmasse eingeführt.

²) Im Handwörterbuch für Chemie unter Eiweissstoffe.

um so mehr berechtigt, als irgend welche für die Physiologie der Zelle wichtige Resultate durch diese umfangreichen Untersuchungen nicht gewonnen sind.

Eine Ausnahme macht in dieser Hinsicht nur die von Löw (cf. Loew und Bokorny I) entdeckte Fähigkeit des Cytoplasmas aus einer sehr verdünnten alkalischen Silberlösung metallisches Silber abzuscheiden. Diese Reaction ist um so interessanter, als sie nur an lebenden Zellen[1]) eintritt, an Zellen aber, die in beliebiger Weise getödtet sind, gänzlich versagt. Wir besitzen somit in der alkalischen Silberlösung ein Reagens, das es gestattet, todtes und lebendes Protoplasma zu unterscheiden »ein Reagens auf Leben,« wie sich die Entdecker desselben ausdrückten.

Es gelang den genannten Autoren, diese Reaction an den verschiedensten Pflanzen und Pflanzentheilen zu beobachten; in einigen Fällen (I, 59) blieb sie allerdings auch gänzlich aus, so z. B. bei *Sphaeroplea.* Bei dieser und höchst wahrscheinlich auch in den übrigen Fällen hat der negative Erfolg in der grossen Empfindlichkeit der betreffenden Zellen gegen das angewandte Reagens seinen Grund, die übrigens nach den Versuchen von Löw und Bokorny (I, 93) um so grösser sein soll, je geringere Mengen von Fett oder Lecithin dem Eiweiss molecular eingebettet sind.

Sehr geeignet für die Silberreaction erwiesen sich Spirogyrenzellen; an diesen tritt dieselbe stets ein, wenn man ganz nach den Vorschriften der genannten Autoren (I, 51) verfährt und nur einige Fäden der Alge in einen Liter einer Lösung einträgt, die 1 ccm. einer 1 % Silbernitratlösung enthält und 1 ccm. einer Lösung, die durch Vermischen von 13 ccm. Kalilösung von 1,33 spec. Gew. mit 10 ccm. Ammoniakliquor von 0,96 spec. Gew. und Verdünnen des Gemisches auf 100 ccm. hergestellt war.

Dass dieser Reductionsprozess nun wirklich durch das im Cytoplasma enthaltene Eiweiss hervorgebracht wird, wird schon durch die grosse Menge des in einer Zelle abgeschiedenen Silbers wahrscheinlich gemacht. Ferner ist es aber auch Loew (III) neuerdings gelungen aus *Spirogyra*-Zellen, die aus der alkalischen Silberlösung Silber reducirt hatten, eine Substanz in ansehnlicher Menge zu gewinnen, die sich von dem Eiweiss der Spirogyren durch beträchtlichen Mehrgehalt an Sauerstoff unterscheidet; diese Verbindung entsprach nämlich annähernd der Formel:

$$C_{72}H_{111}N_{13}S_{0,5}O_{32}Ag_8,$$

während Löw für das Eiweiss der *Spirogyren* die Formel:

$$C_{72}H_{135}N_{17}S_{0,5}O_{24}$$

gefunden hatte.

Mag es nun demnach zum mindesten als sehr wahrscheinlich gelten, dass in der That das lebende Protoplasma jene Silberreaction bewirkt, so scheinen mir dennoch die von Löw und Bokorny an ihre Versuche geknüpften theoretischen Speculationen, nach denen das Eiweissmolecül durch Condensation des Asparaginsäure-Aldehydes entstehen soll, zur Zeit noch entschieden zu weit gegangen.

---

[1]) Eine Ausnahme machen in dieser Beziehung die durch verschiedene Gifte, wie salpetersaures Caffein, Strychnin etc. getödteten Zellen; in ihnen erfolgt die Silberausscheidung, obwohl durch diese Gifte die feinere Structur des Plasmakörpers in kurzer Zeit zerstört wird. Löw muss hier auch natürlich die Möglichkeit einer Zerstörung der Structur des Plasmakörpers ohne gleichzeitige Aufhebung der Aldehydgruppen annehmen. Er unterscheidet denn auch zwischen activem und lebendem Eiweiss: Ersteres ist ein rein chemischer Begriff, der durch das Vorhandensein wirksamer Aldehydgruppen charakterisirt ist, während das lebende Eiweiss (oder Protoplasmas im Sinne Löw's) »erst durch die Organisation, einen gesetzmässigen Aufbau grösserer Complexe aus Molecülen activen Eiweisses, entsteht« (I, 92).

Denn wenn auch aus den von Löw und Bokorny angestellten Versuchen hervorgeht, dass die Aldehyde von den uns näher bekannten Körpern allein im Stande sind, aus einer so verdünnten alkalischen Silberlösung, wie sie die genannten Autoren zu ihren Versuchen verwandt haben, grössere Mengen von metallischem Silber abzuscheiden, so kann ich darin noch keinen »unumstösslichen Beweis für die Anwesenheit von Aldehydgruppen im lebenden Eiweiss« sehen. Es ist doch ebenso wahrscheinlich, dass das complicirte Eiweissmolecül ein Körper *sui generis* ist, der in dem von den verhältnissmässig einfach gebauten Verbindungen abstrahirten Schema der heutigen organischen Chemie überhaupt keine Stelle findet.

Im Anschluss an die Proteinstoffe mag nun noch eine allerdings sehr hypothetische Substanz hier besprochen werden, da dieselbe neuerdings in botanischen Werken mehrfach erwähnt wird, nämlich das von Reinke (II) in den Plasmodien von *Aethalium septicum* aufgefundene Plastin. Nach den Untersuchungen Reinke's (II, 54) sollen im lufttrockenen Protoplasma des genannten Myxomyceten 29,4% dieser Substanz enthalten sein, die sich namentlich durch ihre Unlöslichkeit in verdünnten Alkalien und Säuren und durch den geringen Gehalt an Stickstoff auszeichnet. Während nämlich die letzteren im Durchschnitt 16% Stickstoff enthalten, fand Reinke (IV, 1) in dem von ihm dargestellten Plastinpräparate nur 12% N.

Fussend auf den Untersuchungen von Reinke glaubte ferner Zacharias (III) nachweisen zu können, dass in älteren Zellen das Cytoplasma ganz allgemein vorwiegend aus Plastin bestände und fand hierin auch eine Erklärung für die von Sachs (III, 293) constatirte Thatsache, dass die bekannten mikrochemischen Eiweissreactionen bei älteren Zellen meist nicht gelingen. Nach den neueren Untersuchungen von Löw (I) hatte jedoch der geringe Stickstoffgehalt des Reinke'schen Plastinpräparates darin seinen Grund, dass dasselbe noch durch ein Kohlehydrat verunreinigt war. Ferner konnte Löw die der Reinke'schen Methode entsprechend dargestellte Substanz durch Erwärmen mit 5% Kalilauge vollkommen in Lösung bringen und erhielt dadurch eine Substanz, die sich gegen chemische Reagentien ganz wie ein gewöhnlicher Eiweissstoff verhielt. Ob diese Beobachtungen nun aber schon zu dem von Löw gezogenen Schlusse berechtigen, dass das Plastin nichts anderes als Eiweiss sei und dass die Unlöslichkeit in verdünnten Alkalien und Säuren einfach dadurch hervorgebracht werde, dass »sich mehrere Eiweissmoleküle zu einem einzigen Complexe innig verbunden haben« scheint mir bei unseren mangelhaften Kenntnissen über die Proteinstoffe zweifelhaft. Ebensogut scheint es doch immerhin möglich, dass die Einwirkung der concentrirteren Kalilauge erst chemische Umlagerungen veranlasst, die das Gelingen der Eiweissreactionen ermöglichen.

Von Interresse dürfte es noch sein, dass es Löw (II) gelang, auch bei den ausgewachsenen Zellen der höheren Pflanzen nach einer vorherigen Behandlung mit Kalilauge im Cytoplasma die Eiweissreactionen, speciell die Biuretreaction und die von Hartig zuerst angewandte Reaction mit gelben Blutlaugensalz und Eisenchlorid (cf. Zacharias III, 211) mit positivem Ergebniss durchzuführen.

Von den übrigen im Cytoplasma anzutreffenden Stoffen mag nur noch diejenige, die an Masse in allen lebensthätigen Zellen alle übrigen bei weitem überragt, hier kurze Erwähnung finden: es ist dies das Wasser. Genauere Bestimmungen über den Wassergehalt des Cytoplasmas liegen allerdings nur für die Plasmodien von *Aethalium septicum* vor; in ihnen sind nach Bestimmungen von Reinke (II, 12)

73% Wasser enthalten. Der grosse Wasserreichthum des Cytoplasmas ergiebt sich aber für die übrigen Fälle unmittelbar aus der schleimigen, im Allgemeinen dem flüssigen Aggregatzustande, wie wir noch im zweiten Abschnitte näher sehen werden, jedenfalls sehr nahe kommenden Consistenz desselben. Eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung nur die Zellen vieler ruhender Pflanzentheile, wie namentlich die mit Reservestoffen angefüllten Zellen der Samen, in denen das Cytoplasma eine bedeutend festere Consistenz besitzen kann. Doch ist auch in ihnen stets noch eine gewisse Menge von Wasser vorhanden, und es ist besonders zu beachten, dass in diesen Zellen auch die ganze Lebensthätigkeit fast vollkommen unterbrochen ist, und dass auch in ihnen ein regeres Leben erst nach der Aufnahme grösserer Wassermengen, nach der Quellung, beginnt.

Von Interesse für den Chemismus des Cytoplasmas ist endlich noch die Thatsache, dass dasselbe im Allgemeinen jedenfalls eine alkalische oder neutrale Reaction zeigt. Für die Plasmodien von *Aethalium septicum* wurde die alkalische Reaction schon von Krukenberg und Reinke (II, 8) nachgewiesen und zwar muss in diesen ein flüchtiges Alkali enthalten sein, da Reinke auch eine Bläuung von rothem Lakmuspapier beobachtete, wenn er dasselbe nicht in unmittelbare Berührung mit den Plasmodien brachte.

Dass auch der Plasmakörper der übrigen Gewächse zum Theil alkalisch reagirt, folgt namentlich aus Versuchen von Pfeffer (V, 266 und 295) bei denen gewisse Farbstoffe (Cyanin, Methylorange) von den lebenden Zellen aufgenommen wurden. Wir werden diese Versuche im zweiten Theil eingehender zu besprechen haben.

Kapitel 4.

Nachweisung, Verbreitung, Gestalt und Funktion des Zellkernes.

1. Nachweisung des Zellkernes. Der Zellkern oder Nucleus (Cytoblast nach Schleiden und älteren Autoren) lässt sich in vielen Fällen schon in der lebenden Zelle mit Leichtigkeit beobachten. Er erscheint dann meist als rundlicher Körper, der gegen das Cytoplasmen scharf abgegrenzt ist und von diesem sich durch etwas stärkere Lichtbrechung unterscheidet. So kann es bei der Beobachtung einer beliebigen Meristemzelle Niemandem zweifelhaft erscheinen, dass in dieser der Kern ein besonderes Organ darstellt, das von der übrigen Masse des Plasmakörpers streng geschieden ist.

In vielen Fällen ist jedoch der Kern in der lebenden Zelle direkt nicht sichtbar, mag er nun durch andere ebenfalls stark lichtbrechende Einschlüsse des Plasmakörpers verdeckt werden, oder auch in Folge weniger starker Lichtbrechung sich nicht genügend vom Cytoplasma abheben, oder endlich in Folge zu geringer Grösse sich auch bei Anwendung unserer besten optischen Instrumente der Beobachtung entziehen. Häufig wird dann aber der Kern bereits beim Absterben der betreffenden Zellen in reinem Wasser oder nach Zusatz verdünnter Säuren oder Alkalien deutlich sichtbar. Sicherer und schneller wird jedoch in zweifelhaften Fällen der Nachweis des Zellkernes durch die erst in den letzten Jahren zur allgemeinen Anwendung und Anerkennung gelangten Tinctionsmethoden[1]) geführt. Dieselben beruhen darauf, dass die Zellkerne gewisse Farbstoffe einerseits viel schneller aufnehmen, andererseits beim Auswaschen länger zurückhalten als die Zellmembran und das Cytoplasma sammt seinen übrigen Einschlüssen. Zum Gelingen einer Tinction ist es jedoch nothwendig, die betreffende Zelle zuvor zu tödten, da in lebende Zellen die meisten Farbstoffe nicht einzudringen vermögen und eine Speicherung derselben im allgemeinen nur durch die Proteinstoffe getödteter Zellen erfolgt. Es können nun zu diesem Zwecke sehr verschiedene Reagentien angewandt werden; natürlich sind jedoch diejenigen vorzuziehen, die am wenigsten verändernd auf die Structur des Plasmakörpers einwirken, die denselben möglichst vollständig in dem Zustande, in dem er sich in der lebenden Zelle befand, »fixiren«. Zu diesem Zwecke haben sich nun für pflanzliche Objekte namentlich concentrirte Pikrinsäure, ca. 1 % Chromsäure und 1 % Osmiumsäure sowie auch ein von Flemming (II, 349) angegebenes Gemisch der beiden letzteren Säuren mit Essigsäure[1]) bewährt. In den meisten Fällen genügt jedoch auch die Fixirung mit absolutem Alkohol, namentlich wenn es sich nur darum handelt, die Anwesenheit von Zellkernen zu constatiren.

---

[1]) Diese Methoden, die in der Zoologie schon seit längerer Zeit in Gebrauch waren, sind namentlich von Strasburger und Schmitz zuerst auf botanische Objekte angewandt. Eine

Zur Tinction der Kerne eignet sich für pflanzliche Objekte namentlich Hämatoxylin, das, wenn es in zu reichem Maasse aufgenommen wurde, durch Auswaschen mit reinem Wasser, Alaunlösung oder Säurealkohol wieder theilweise entfernt werden kann. Ausserdem können in verschiedenen Fällen auch Carminlösungen, Methylgrün, Eosin, Safranin, Gentianaviolett, Fuchsin und andere Farbstoffe geeignete Präparate liefern. Eine gleichzeitige Fixirung und Tinction der Kerne wird nach der von Pfitzer (I) angegebenen Methode durch eine Auflösung von Nigrosin in concentrirter wässriger oder alkoholischer Pikrinsäurelösung erzielt. Schliesslich mag noch bemerkt werden, dass es Brandt gelungen ist in den Amoeben der *Myxomyceten* die Zellkerne zu färben, ohne ihre Lebensfähigkeit zu beeinträchtigen. Er brachte dieselben zu diesem Zwecke in eine mit sehr wenig Alaun versetzte, verdünnte wässrige Hämatoxylinlösung (cf. Zopf II, 2 und 15).

Es liefert nun aber keineswegs ein und dieselbe Methode bei allen pflanzlichen Objekten in gleicher Weise gute Resultate; vielmehr muss häufig erst durch langwierige Versuche eine geeignete Fixirungs- und Tinctionsmethode ermittelt werden. Es scheint mir um so mehr geboten, auf diesen Umstand besonders aufmerksam zu machen, als er unzweifelhaft dafür spricht, dass die Tinctionen keineswegs wie chemische Reactionen ohne weiteres als Beweismittel für oder gegen die Kernnatur eines in der Zelle enthaltenen Körpers angesehen werden können. So lange wir noch über die Function und über die chemische Zusammensetzung des Zellkernes fast vollkommen im Unklaren sind, muss es überhaupt in vielen Fällen unsicher bleiben, ob wir es bei einem bestimmten Körper mit einem Zellkern zu thun haben oder nicht.

Für die höheren Pflanzen bietet in dieser Hinsicht der Vergleich mit unzweifelhaften Kernen derselben Pflanze, die in den Meristemen und Parenchymzellen leicht angetroffen werden können, unstreitig das sicherste Kriterium. Sind jedoch gewisse Verschiedenheiten zu constatiren, so kann namentlich die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der fraglichen Körper Aufschluss geben.

Zusammenstellung der über diesen Gegenstand vorliegenden bereits sehr umfangreichen Literatur hat Gierke (I) gegeben. Praktische Winke über die Färbetechnik enthält namentlich Strasburger VII und P. Meyer (I).

[1]) Es besteht dies aus 15 Volumtheilen 1 % Chromsäure, 4 Vol. 2 % Osmiumsäure und 1 Vol. Eisessig.

Findet ein ganz allmählicher Uebergang von dem unzweifelhaften Kerne der Meristemzelle in den fraglichen Körper statt, so spricht dies natürlich unzweifelhaft für die Kernnatur des letzteren; möglich bleibt dann allerdings immerhin noch, dass wir es in diesem Falle mit einem metamorphosirten Kerne zu thun haben, der keine Function mehr besitzt oder eine andere als die echten Kerne. Hierüber wird sich jedoch erst dann ein Urtheil fällen lassen, wenn die wahre Funktion der echten Kerne aufgeklärt ist, und es scheint mir zur Zeit geboten, so lange nicht das Gegentheil bewiesen ist, die Gebilde obiger Beschaffenheit als echte Zellkerne anzusprechen.

Schwieriger wird nun aber der Nachweis bei den meisten Pilzen und Algen, soweit sie nicht, wie z. B. die Spirogyren, schon in der lebenden Zelle einen scharf gegen das Cytoplasma abgegrenzten Kern erkennen lassen.

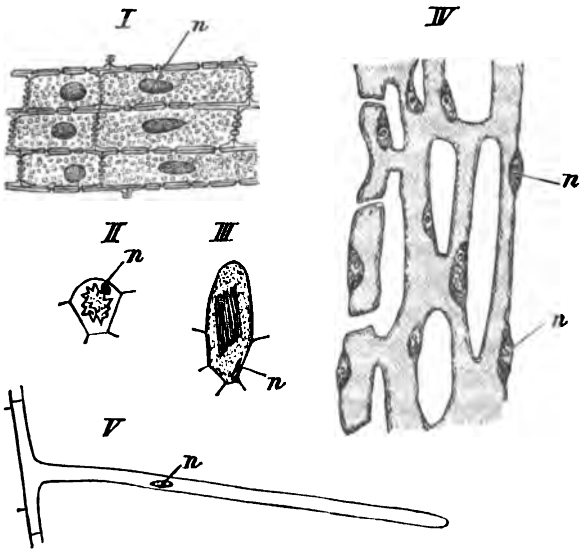
In einigen Fällen kann hier allerdings der Vergleich mit verwandten Gruppen Anhaltspunkte liefern. So wird man unzweifelhaft auch bei denjenigen Conjugaten, bei denen in der lebenden Zelle Kerne nicht sichtbar sind, Gebilde, die nach der Tinction hervortreten und sich ebenso wie die schon in der lebenden Zelle sichtbaren Kerne anderer Conjugaten verhalten, für Kerne halten müssen.

Ist aber auch ein solcher Vergleich nicht ausführbar, so müssen wir uns nach anderen Kriterien umsehen, znnächst kann in dieser Hinsicht namentlich die feinere Structur des betreffenden Gebildes in Frage kommen. Da dieselben jedoch meistens zu klein sind, um feinere Details noch deutlich erkennen zu lassen, kann in dieser Hinsicht namentlich das Auftreten von einem oder wenigen stärker lichtbrechenden kugeligen Gebilden, die als die alsbald noch näher zu besprechenden Kernkörperchen zu deuten wären, für die Kernnatur sprechen; und zwar scheint mir dieser Umstand um so mehr beweisend, als ander Organe mit einer ähnlichen Differenzirung bislang in keiner lebenden Pflanzenzelle beobachtet sind, wenn man wenigstens von den Pyrenoiden abzieht, die ja durch ihr abweichendes chemisches Verhalten leicht als solche erkannt werden können. Wenn man übrigens berücksichtigt, wie klein oft in den typischen Kernen die Kernkörperchen sind — man vergleiche z. B. die Kerne aus der Epidermis von *Hyacinthus* (Fig. 5, I, n. pag. 521) — so wird man zugeben müssen, dass man keineswegs berechtigt ist, umgekehrt aus der Thatsache, dass in einem bestimmten Falle die Nachweisung der Kernkörperchen nicht gelang, einen Beweis gegen die Kernnatur des fraglichen Körpers abzuleiten.

Als sicherer Beweis für die Kernnatur kann ferner das Vorhandensein der für die Kerntheilungen charakteristischen Theilungsfiguren gelten, auf die wir alsbald noch eingehend zu sprechen kommen werden. Sind diese aber wegen der Kleinheit der betreffenden Gebilde nicht mehr zu erkennen, so kann schon das häufig zu beobachtende paarweise Zusammenliegen der in Frage kommenden Körper, wie dies z. B. in der Figur 4, I, der Fall ist, die eine *Cladophora*-zelle darstellt, zunächst für eine Vermehrung derselben durch wiederholte Zweitheilung, und da, wie wir noch sehen werden, die Kerne sich stets durch Zweitheilung vermehren, auch für die Kernnatur sprechen. Als zwingender Beweis kann letzterer Umstand aber natürlich nicht gelten. Denn auch die Chromatophoren vermehren sich durch Zweitheilung und es bleibt immerhin nicht ausgeschlossen, dass auch andere Inhaltskörper der Zelle, wie z. B. die kugeligen Gebilde die wir im Obigen als Mikrosomen bezeichneten, eine gleiche Vermehrungsweise besitzen. Ebensowenig kann nun ferner auch das constante Auftreten der fraglichen Körper in allen Zellen einer Pflanze oder die annähernd constante Grösse derselben als unumstösslicher Beweis für ihre Kernnatur gelten; denn es sind dies Eigenschaften, die auch an Mikrosomen, ja sogar an Fetttröpfchen und Gerbstoffkügelchen häufig in mehr oder weniger ausgeprägter Weise zu finden sind. Immerhin dürften diese Momente, wenn sie insgesammt an dem fraglichen Körper vorhanden sind, zusammen mit starker Tinctionsfähigkeit durch Haematoxylin die Kernnatur desselben sehr wahrscheinlich machen.

2. Verbreitung der Zellkerne bei den Cormophyten. Bezüglich der Cormophyten haben die neueren Untersuchungen ergeben, dass mit alleiniger Ausnahme der Siebröhren in allen Zellen, die überhaupt einen plasmatischen Inhalt besitzen und im Stoffwechsel der Pflanze eine active Rolle spielen, stets ein oder mehrere Zellkerne vorhanden sind.

Am leichtesten nachzuweisen und daher auch schon am längsten bekannt ist das Vorkommen der Zellkerne in den Bildungsgeweben; ebenso ist es aber auch meist sehr leicht in den Zellen der Epidermis, der Trichome und des Spaltöffnungsapparates, so lange dieselben noch nicht abgestorben sind, einen Zellkern nachzuweisen; in zweifelhaften Fällen wird eine geeignete Tinctionsmethode in jeder Zelle sicher einen Zellkern erkennen lassen. Es gilt dies ebenso auch für die Wurzelhaare; in ihnen lässt sich, wie schon Kallen (I) für *Urtica urens* nachgewiesen, stets ein Kern beobachten, so lange dieselben noch nicht abgestorben sind. (cf. Fig. 3, V.) Eine Vermehrung der Kerne konnte ich übrigens bei einer Wassercultur von *Ficus elastica* auch in den längsten Wurzelhaaren nicht constatiren.



(B. 539.) Fig. 3.

I Markstrahlzellen von *Abies excelsa* (250), II Drusenzelle, III Raphidenzelle von *Alocasia odorum* (140), IV isolirte ungegliederte Milchröhre aus dem jungen Blatt von *Scorzonera hispanica* (400), V Wurzelhaarzelle von *Ficus elastica* (140). n Zellkern. (IV nach C. Schmidt.)

In den Zellen des Assimilationsgewebes ist es ebenfalls relativ leicht einen Zellkern nachzuweisen, wenn derselbe auch in den lebenden Zellen meist durch die Chlorophyllkörper verdeckt wird; es genügt hier schon eine einfache Fixirung und Chlorophyllextraction mit absolutem Alkohol, und nachherige Tinction mit Haematoxylin, um in jeder Zelle einen Zellkern sichtbar zu machen.

Ueber das Verhalten der Zellkerne in den stärkeführenden Zellen des Holzes hat vor Kurzem Schorler (I) eine eingehendere Untersuchung angestellt und gefunden, dass, solange in diesen eine Ablagerung von Stärke stattfindet, auch der Zellkern stets erhalten bleibt. Er fand bei *Sorbus torminalis* selbst im 85. Jahrringe noch Zellkerne in den Holzparenchym- und Markstrahlzellen. Es gelang der Nachweis der Zellkerne durch Haematoxylintinction von Alkoholmaterial auch dann, wenn die Zellen ganz mit Stärkekörnchen erfüllt waren. Fig. 3, I, stellt drei Jahre alte Zellen aus einem Markstrahl der Edeltanne dar, die wie die meisten Coniferen durch besondere Grösse der Zellkerne ausgezeichnet ist.

Im Anschluss hieran will ich noch bemerken, dass auch in den Thyllen in denen Reess (I, 6) bereits 1868 hin und wieder ein Auftreten von Zellkernen beobachtet hat, stets ein Zellkern vorhanden ist, wovon ich mich durch Haematoxylinfärbung bei *Cucurbita* leicht überzeugen konnte. In den reservestoffführenden Zellen der Samen hat Pfeffer (II. 484) bereits im Jahre 1872 in verschiedenen Fällen die Anwesenheit von Zellkernen constatirt und es sind seine Angaben neuerdings von Strasburger (I, 242) bestätigt worden[1].

Was sodann die Zellen des mechanischen Systems anlangt, so ist es meist sehr leicht in den Collenchymzellen einen Zellkern aufzufinden. Für die Bastzellen hat dagegen bereits Haberlandt (I, 53) nachgewiesen, dass dieselben im ausgebildeten Zustande in vielen Fällen Luft führen; der genannte Autor konnte jedoch auch bereits für einige Pflanzen (*Geranium*, *Allium* etc.) das Vorhandensein von Zellkernen in den Bastzellen constatiren. Später hat dann Treub (I) die interessante Thatsache festgestellt, dass die langgestreckten Bastzellen häufig mehrere Zellkerne besitzen. So soll es namentlich bei den Bastzellen von *Vinca minor*, *Humulus lupulus*, und *Urtica dioica* nicht schwer fallen, das Vorhandensein von zahlreichen Zellkernen in jeder Zelle nachzuweisen. Nach Kallen (87) soll die Zahl der in einer Bastzelle enthaltenen Zellkerne bei *Urtica urens* sogar über 200 betragen können. Das Vorhandensein zahlreicher Zellkerne konnte Treub (I) auch in den ungegliederten Milchröhren von *Ochrosia coccinea*, *Vinca minor*, *Urtica dioica*, *Euphorbia*, u. a. constatiren. Ebenso hat auch Emil Schmidt (I) in den gegliederten Milchröhren der *Cichoriaceen*, *Papaveraceen*, *Campanulaceen* etc. zahlreiche Kerne aufgefunden, wie dies in der nach Schmidt copirten (Fig. 3, IV) dargestellt ist, die eine in der Ausbildung begriffene gegliederte Michröhre aus einem jungen Blattstiel von *Scorzonera hispanica* darstellt. Die Kerne blieben hier übrigens nicht nur bis zur Verschmelzung der Zellen, sondern in den meisten Fällen wenigstens auch bis in das höchste Alter der Milchröhren erhalten.

Ebenso wie die Milchröhren scheinen sich auch die Sekretbehälter zu verhalten; wenigstens gelang es Johow (II, 1—32) in verschiedenen Gerbstoffschläuchen, Milchsaft- und harzführenden Schläuchen, sowie in den Krystall- und rhaphidenhaltigen Schläuchen der daraufhin untersuchten Monocotylen auch nach der vollständigen Differenzirung derselben Zellkerne nachzuweisen. Ebenso fand Kallen (I), dass in den Krystalldrusen oder Cystolithen führenden Zellen des Blattes von *Urtica urens* der Zellkern bis zum Tode des Blattes erhalten bleibt. Endlich hat auch Guignard (I) in verschiedenen Sekretbehältern Kerne nachgewiesen. Die Fig. 3, II u. III, zeigen die Zellkerne (n) in einer Drusen- und Rhaphidenzelle aus dem Blattstiel von *Alocasia odorum*.

Demgegenüber verschwinden nun die Zellkerne sowohl in den Siebröhren als auch in den Elementen des trachealen Systemes nach deren vollständiger Ausbildung. In dem letzteren bleiben sie jedoch, wie von Schmitz nachgewiesen wurde, so lange erhalten, als noch Reste von Cytoplasma vorhanden sind und eine Verdickung der Membranen erfolgt. Demgegenüber soll nach E. Schmidt

---

[1] Nur bei *Sparganium ramosum* gelang es Pfeffer nicht einen Zellkern im Samen nachzuweisen, diese Pflanze ist neuerdings nicht wieder untersucht worden.

(I, 461) bei *Victoria regia* in den Siebröhren eine ganz allmähliche Auflösung des Kernes schon zu einer Zeit eintreten, in der dieselben noch nicht ihre definitive Grösse erreicht haben. Wie übrigens namentlich aus den Untersuchungen von A. Fischer (II u. III) hervorgeht, bleibt in den aus den Siebröhren sich abtrennenden Geleitzellen der Zellkern stets erhalten.

Bevor wir nun die Cormophyten verlassen, mögen hier noch einige Bemerkungen Platz finden über die in diesen auftretenden mehrkernigen Zellen. Solche Zellen sind nämlich ausser den bereits erwähnten Bastzellen und den ungegliederten Milchröhren in den letzten Jahren noch mehrfach beobachtet worden.

Was zunächst die Zellen des Sexualapparates anlangt so ist es ja bekannt, dass im Embryosack in gewissen Entwickelungsstadien zahlreiche Zellkerne enthalten sind. Ferner hatten schon Schleiden und Nägeli (II) gefunden, dass in jüngeren Pollenkörnern zuweilen 2 Zellkerne zu beobachten sind, neuerdings haben nun Strasburger (X, 450) und Elfving (I) gezeigt, dass ganz allgemein in allen Pollenkörnern der Angiospermen eine Zweitheilung des Kernes stattfindet, dass aber gleichzeitig auch eine allerdings in den meisten Fällen sehr bald wieder verschwindende Membran auftritt, durch die das Pollenkorn in eine grössere und eine kleinere Zelle zerlegt wird. Dagegen fand Hegelmaier (II) in den grossen Zellen des Keimträgers von *Corydalis spec.* und verschiedenen *Leguminosen* zahlreiche Zellkerne, obwohl hier später niemals eine Zelltheilung erfolgt (bezüglich der *Leguminosen* vergl. auch Guignard II). Endlich fand Treub (IV, 396) bei *Imatophyllum cyrtanthiflorum* Endospermzellen, die mehrere Kerne besassen. Dieselbe Beobachtung haben später auch Strasburger (VI, 23) und Hegelmaier (I) an verschiedenen Dicotylen gemacht.

In rein vegetativen Organen finden sich mehrkernige Zellen namentlich in älteren Entwicklungsstadien derselben. So sind besonders in älteren Parenchymzellen zahlreicher Gewächse von verschiedenen Autoren gelegentlich mehrere Kerne beobachtet worden (cf. Schmitz VI, 28, Trfub I, 44 und IV, 394 und Johow II, 38). Nach Johow sollen z. B. in älteren Stengelstücken von *Tradescantia* häufig in allen lebenden Zellen mehrere zuweilen bis gegen 10 Kerne enthalten sein. Ferner scheinen zahlreiche Kerne ganz regelmässig in solchen Zellen vorhanden zu sein, die durch irgend welche äusseren Eingriffe zu abnormem Wachsthum veranlasst sind. So fand Prillieux (I) zahlreiche Zellkerne in den abnorm grossen Zellen verschiedener Gallen und in hypertrophischen Zellen der Wurzeln von *Phaseolus* und *Cucurbita,* die in erhitzter Erde gewachsen waren. Ebenso beobachtete Olivier (I) zahlreiche Kerne in den anormal grossen Zellen, die sich in den Wurzeln von *Vicia Faba* unter künstlich hergestellten Wundflächen bildeten. Endlich hat Treub (II) in den Wurzeln des Zuckerrohres, die von der *Heterodera javanica* befallen waren, namentlich in der Nähe des Kopfes des Parasiten, abnorm grosse Zellen mit zahlreichen Zellkernen aufgefunden.

3. Verbreitung der Kerne bei den Thallophyten. Obwohl Nägeli (II, 68) schon im Jahre 1844 die Ansicht ausgesprochen hatte, dass höchstwahrscheinlich auch bei den niederen Pflanzen in jeder lebenden Zelle ein Zellkern enthalten sei, hat man doch bis zur Anwendung der Tinctionsmethoden namentlich bei den Pilzen in den meisten Fällen vergeblich nach Zellkernen gesucht und die von Nägeli als solche gedeuteten Gebilde wurden in den meisten Fällen bei genauerer Untersuchung als Vacuolen, Fetttropfen oder dergl. erkannt. So hat man denn auch bis vor Kurzem fast allgemein angenommen, dass das Vor-

kommen der Zellkerne bei den Algen und Pilzen nur ein sehr beschränktes sei, und es ist auch jetzt noch selbst mit Hilfe unserer besten optischen Instrumente nur in relativ wenigen Fällen möglich, in den lebenden Zellen der Thallophyten Zellkerne zu beobachten. Dagegen ist es mit Hilfe det namentlich von Schmitz (I, VI und IX) mit bestem Erfolg angewandten Tinctionsmethoden[1]) in zahlreichen Fällen gelungen, Zellkerne auch in solchen Zellen nachzuweisen, die früher allgemein für kernfrei gehalten wurden. Schmitz hat sogar als Resultat seiner Untersuchungen den Satz aufgestellt, dass mit alleiniger Ausnahme der Phycochromaceen und Schizomyceten in den lebenden Zellen sämmtlicher Thallophyten Zellkerne enthalten seien.

a) Algen. Was zunächst die grünen Algen anlangt, so sind, wie zum Theil schon früher bekannt war, zum Theil aber erst durch Schmitz nachgewiesen wurde, durch den Besitz von je einem Zellkern in jeder Zelle ausgezeichnet die Familien der *Diatomeen*, *Zygnemaceen*, *Desmidiaceen*, *Pandorineen*, *Palmellaceen*, *Oedogoniaceen* und *Ulvaceen*. Bei einigen Vertretern dieser Familien wie z. B. bei *Spirogyra* tritt der Kern bereits in der lebenden Zelle deutlich hervor, bei den übrigen lässt er sich durch geeignete Tinction relativ leicht nachweisen.

Im Gegensatz zu den soeben aufgezählten Familien ist bei anderen stets eine Anzahl von Zellkernen in jeder Zelle enthalten. Es gilt dies zunächst von den Riesenzellen der *Siphoneen*, bei denen die Zahl der Zellkerne in die Millionen gehen kann. Dieselben sind hier übrigens in den meisten Fällen wie z. B. bei *Caulerpa* (cf. Schmitz VI, 7 und Strasburger VII, 349) sehr klein und nur an tingirtem Material sichtbar. Bei *Codium* gelang es jedoch Berthold (III) die Zellkerne direkt in der lebenden Pflanze zu beobachten.

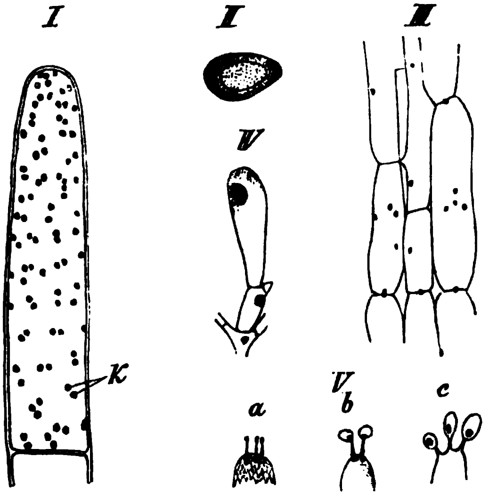


Fig. 4. (B. 540)

I Endzelle von *Cladophora* spec. nach einem Chromsäure-Boraxcarmin-Präparate; nur die meist paarweise zusammenliegenden Zellkerne (k) gezeichnet (190). II *Sacharomyces cerevisiae* nach einem Alkohol-Hämatoxylin-Präparate (Seibert $\frac{1}{20}$, II). III Zellen aus dem Inneren des Fruchtkörpers von *Clavaria vermicularis* (580). IV u. V *Trichotoma virgatum*, IV junge Basidie, V a—c zeigt die Einwanderung der Zellkerne in die Sporen (580). (III—V nach Rosenvinge).

Ausserdem sind nach den Beobachtungen von Schmitz (l. c.), die zum Theil auch neuerdings von Strasburger (VII) bestätigt wurden, durch den Besitz mehrerer Zellkerne in jeder Zelle ausgezeichnet die Gattungen: *Hydrodictyon*, *Urospora*, *Cladophora*, *Microdictyon*, *Anadyomene*, *Siphonocladus*, *Valonia* und *Vaucheria*. Ferner hat Heinricher (I) in den Zellen der *Sphaeroplea annulina* das Vorhandensein mehrerer Zellkerne constatirt. Die Kerne von *Cladophora* sind in Fig. 4, I nach einem Chromsäure-Boraxcarmin-Präparate abgebildet; bei dieser

---

[1]) Schmitz (cf. III, 2) benutzt zum Fixiren ausschliesslich concentrirte wässrige Pikrinsäurelösung, die aber vor dem Färben sehr gut ausgewaschen werden muss, zuletzt mit ausgekochtem Wasser. Zum Färben wendet er stets Haematoxylin an.

Gattung ist es übrigens stellenweise möglich, in der lebenden Zelle die Zellkerne zu beobachten; sie liegen dann meist im plasmatischen Wandbelag, stellenweise aber auch in den Plasmaplatten, die den Innenraum der Zellen durchsetzen (cf. Fig. 2, B). Dass wir es hier aber wirklich mit Zellkernen zu thun haben, folgt namentlich aus den von STRASBURGER (VI, 204) beobachteten Theilungsstadien der betreffenden Gebilde, die, wie wir noch näher sehen werden, den Theilungsstadien der ächten Kerne der höheren Gewächse ganz entsprechen. Bei anderen Gattungen sind allerdings die als Kerne aufgefassten Gebilde so klein, dass sie nur mit Hilfe der besten optischen Instrumente beobachtet werden können, wie z. B. bei *Vaucheria*. Es kann somit auch wohl noch nicht in allen Fällen als vollkommen sicher gestellt gelten, dass wir es in den betreffenden Gebilden wirklich immer mit Kernen zu thun haben. Immerhin scheint mir das ganze Verhalten und die Analogie mit verwandten Algen sehr zu Gunsten einer solchen Annahme zu sprechen.

Von Interesse sind unter den grünen Algen endlich noch die *Characeen* (cf. JOHOW I.); bei diesen ist in jeder jugendlichen noch theilungsfähigen Zelle stets nur ein Kern vorhanden, während in älteren Zellen, namentlich in den langen Internodialzellen zahlreiche Zellkerne enthalten sind. Dieselben besitzen hier, wie die Fig. 5, V, die ein Stück einer Blattzelle von *Chara foetida* darstellt, zeigt, eine ganz eigenthümliche Gestalt, die wir alsbald noch eingehender besprechen werden.

Bei den *Phaeophyceen* fand SCHMITZ (I, 128) stets nur einen Kern in jeder Zelle, nur bei *Cystosira barbata* beobachtete er in den Haarzellen der Conceptakeln der Fruchtäste häufig mehrere Kerne.

Bei den *Rhodophyceen* herrscht dagegen eine grosse Mannigfaltigkeit bezüglich der Anzahl der Zellkerne in den vegetativen Zellen. Im Allgemeinen enthalten zwar nach den Untersuchungen von SCHMITZ die Arten mit kleineren Zellen nur einen Kern, während in denen mit grösseren Zellen mehrere Kerne vorhanden sind, doch kommen auch relativ grosse Zellen mit einem einzigen Zellkern vor, der dann allerdings auch eine entsprechend bedeutendere Grösse zeigt. Von Interesse ist es noch, dass während einzelne systematische Gruppen in dieser Beziehung ein gleichartiges Verhalten zeigen, doch auch nahe verwandte Gattungen, ja sogar Arten derselben Gattung sich sehr ungleich verhalten können.

All den genannten Algen gegenüber sollen nun nach SCHMITZ nur die *Cyanophyceen* dadurch ausgezeichnet sein, dass ihnen der Zellkern gänzlich fehlt. Es mag jedoch hervorgehoben werden, dass nach WILLE (I, 243) auch bei einer Alge aus der Familie der Cyanophyceen, nämlich bei *Tolypothrix lanata*, ein Zellkern in jeder Zelle enthalten sein soll; ebenso will auch HANSGIRG (I) für verschiedene Phycochromaceen das Vorhandensein von Zellkernen constatirt haben. Immerhin bleibt aber die bemerkenswerthe Thatsache bestehen, dass es bei den übrigen von verschiedenen Autoren wiederholt daraufhin untersuchten *Cyanophyceen*, obwohl die Zellen derselben bekanntlich häufig eine nicht unbeträchtliche Grösse erreichen können, nicht gelungen ist, Zellkerne nachzuweisen.

b) Pilze. Bei den Pilzen ist im Allgemeinen der Nachweis der Zellkerne mit weit grösseren Schwierigkeiten verbunden als bei den Algen. So wurden denn auch bis vor Kurzem die jungen *Asci* verschiedener Ascomyceten als die einzigen Organe angesehen, in denen eine direkte Beobachtung der Zellkerne in der lebenden Zelle möglich wäre. In der neuesten Zeit hat aber ROSENVINGHE (I) auch in den jungen Basidien einiger *Hymenomyceten*, bevor sich die Sterigmen an ihnen gebildet hatten, Zellkerne direkt beobachten können. Ferner hat neuerdings EIDAM (I, 207) einen Pilz beschrieben, der zu der Gruppe der *Entomophthoreen* gehört und den er als *Basidiobolus ranarum* bezeichnet, bei dem sich bei genügender Vergrösserung in jeder Mycelzelle ohne irgend welche vorherige Präparation ein Zellkern beobachten lassen soll.

In allen anderen Fällen ist es jedoch gerade in den Mycelfäden nicht möglich direkt am lebenden Materiale Zellkerne zu beobachten. In tingirten Zellen haben jedoch neuerdings verschiedene Forscher stärker gefärbte kugelige Gebilde beobachtet, die ihrem ganzen Verhalten nach mit grösster Wahrscheinlichkeit als Zellkerne zu deuten sind und auch im Folgenden einfach als solche bezeichnet werden sollen, obwohl sie meist so klein sind, dass es nicht möglich ist, an ihnen feinere Strukturverhältnisse wahrzunehmen.

Am genausten sind in dieser Beziehung neuerdings von ROSENVINGE (I) die *Hymenomyceten* untersucht. Von diesen war zuvor nur für *Agaricus campestris* von STRASBURGER (VII, 325) das Vorhandensein mehrerer Kerne in jeder vegetativen Zelle nachgewiesen und ferner hatte WEISS (I, 193) mitgetheilt, dass es in den grossen Zellen, aus denen die Milchröhren von *Lactarius deliciosus* hervorgehen, leicht sei, die Zellkerne zu erkennen. ROSENVINGE fand nun Zellkerne bei 35 untersuchten Arten in allen lebenden vegetativen Zellen und zwar waren meist 2—4 in jeder Zelle enthalten, selten nur einer oder auch mehr als 4 (cf. Fig. 4, III). Er hat ferner bei einigen Arten die Vermehrung der Kerne in den Basidien und das Einwandern derselben in die jungen Sporen beobachtet (cf. Fig. 4, IV und V), die je nach der Art bald einen, bald 2 Kerne enthalten sollen.

Unter den *Ascomyceten* hat SCHMITZ (III, 39) bei *Peziza coerulea* und STRASBURGER (VII, 433) bei *Morchella esculenta* zahlreiche Kerne in jeder Zelle des Mycels aufgefunden. Ebenso verhält sich nach den übereinstimmenden Untersuchungen der beiden genannten Autoren *Penicillium glaucum*, während *Erysiphe communis* nach SCHMITZ (III, 38) nur einen Kern in jeder Zelle enthalten soll. In den Sklerotien von *Claviceps purpurea* fand SCHMITZ (III, 39) dagegen wieder mehrere Kerne in jeder Zelle.

Von den *Aecidiomyceten* hat SCHMITZ (III, 39) *Coleosporium Campanulae* näher untersucht und in jeder Zelle des Mycels meist 2 ziemlich grosse Kerne gefunden; ebenso verhielten sich die Uredosporen.

Der ungegliederte Thallus der einzelligen *Phycomyceten* ist nach den Untersuchungen von SCHMITZ (*Mucor, Chaetocladium, Olpidiopsis, Peronospora, Saprolegnia* und *Aphanomyces* VI; *Rhizidium, Chytridium* und *Leptomitus* III), A. FISCHER (*Olpidiopsis, Rozella* und *Woronina* I) MAUPAS (*Empusa* I) und BÜSGEN (*Leptomitus* u. a. I) durch den Besitz zahlreicher Kerne ausgezeichnet. In den Sporen ist jedoch auch bei diesen meist nur ein Kern vorhanden; nur bei *Chaetocladium Jonesii* fand SCHMITZ (VI, 17) zahlreiche Kerne (meist 4—7). Nach BÜSGEN (I, 283) sollen die Kerne von *Leptomitus* am leichtesten zu beobachten sein; in ihnen konnte der genannte Autor auch, ebenso wie STRASBURGER (VI, 219) bei *Saprolegnia*, ein Kernkörperchen beobachten.

Ueber die *Ustilagineen* liegen neuere Beobachtungen von FISCH (II, 150) vor, nach denen bei diesen im Mycel meist mehrere, in den Sporen stets nur ein Zellkern vorhanden sein soll.

In den Zellen der *Blastomyceten* sollen nach SCHMITZ und STRASBURGER (VII) stets Zellkerne enthalten sein und zwar sollen *Sacharomyces cerevisiae* und *Mycoderma vini* nach SCHMITZ (VI, 18) je einen, *Oidium lactis* einen oder mehrere

Zellkerne in jeder Zelle enthalten. Fig. 4, II, stellt eine Zelle von *Sacharomyces cerevisiae* nach einem Alkohol-Haematoxylin-Präparat dar; ich beobachte bei diesem in der That bei Anwendung starker Objective und des vollen Strahlenkegels des ABBE'schen Beleuchtungsapparates einen dunkler gefärbten Körper, den man aus Analogie mit den übrigen Pilzen sehr wohl für einen Zellkern halten kann, obwohl mir dies immerhin noch nicht vollkommen sichergestellt erscheint.

Die *Myxomyceten* enthalten nach den neueren Untersuchungen von SCHMITZ (III, 39), STRASBURGER (XI) und ZOPF (I, 7, 29; II) sowohl in den Schwärmern, wie in den Amöben und Plasmodien stets Zellkerne. Es gilt dies, wie ZOPF (II, 2, 6) gezeigt, auch von den aller niedersten Myxomyceten, den *Monadinen* CIENKOWSKI's die früher allgemein für kernlos gehalten wurden.

Bei den *Schizomyceten* endlich ist bislang stets vergeblich nach Kernen gesucht worden.

4. Gestalt und Grösse des Zellkernes. Der Zellkern zeigt in seiner äusseren Gestaltung namentlich in jüngeren plasmareichen und noch nicht in die Länge gestreckten Zellen meist nur geringe Abweichungen von der Kugelgestalt mit dem Beginn der Zellstreckung erhält er jedoch gewöhnlich mehr ellipsoidischen Umriss, wobei dann im Allgemeinen seine grösste Achse der grösseren Achse der Zelle gleichgerichtet ist; in ausgewachsenen Zellen endlich erscheint er meist mehr platt gedrückt scheibenförmig; er verliert dann auch häufig mehr und mehr seinen abgerundeten Umriss und kann in verschiedenen Richtungen hin in Spitzen ausgezogen sein, wie dies z. B. in Fig. 5, I, die Zellkerne aus der Epidermis des Blattes von *Hyacinthus* darstellt, der Fall ist. Häufig ist auch die Gestalt des Zellkernes von der Form der ganzen Zelle abhängig; so sind z. B die Zellkerne in den Spaltöffnungszellen von *Phajus grandifolius* nicht nur stark in die Länge gestreckt, sondern auch wie diese halbmondförmig gebogen (cf. Fig. 5, II, K.); eine noch bedeutendere Länge erreichen die Kerne häufig in den langen mechanischen Zellen, wie dies z. B. an Fig. 4, VI, die einen Kern aus einer Bastzelle von *Urtica urens* darstellt, ersichtlich ist.

Ausserdem scheinen unter Umständen auch festere Einschlüsse des Plasmakörpers gestaltsverändernd auf den Zellkern einzuwirken. So fand wenigstens SCHORLER (I, 14) in den Markstrahlen von *Abies alba* »langgestreckte stäbchen- und wurmförmige, hörnchenähnliche und U-förmig gebogene, brillenförmige und unregelmässig gelappte und gezackte Formen«. Es sollen nach den Angaben desselben Autors namentlich auch in den Holzparenchym- und Markstrahlzellen von *Staphylea pinnata* während der Stärkespeicherung die Kerne durch unregelmässige Formen ausgezeichnet sein. Aehnlich dürften sich auch die stärkeführenden Zellen der Samen verhalten. Sehr eigenthümliche Gestalten zeigt der Zellkern auch zuweilen in den Pollenkörnern und Pollenschläuchen. So fand ELFVING (I) in den Pollenkörnern von *Tradescantia* u. a. den in der grösseren Zelle enthaltenen Zellkern sternförmig gelappt (cf. Fig. 5, III). Im Pollenschlauch von *Iris xipium* hatte ferner der ebenfalls aus der grösseren Zelle stammende Kern eine lange fadenförmige Gestalt angenommen (cf. Fig, 5, IV).

Sehr bemerkenswerth sind in dieser Beziehung auch die Zellkerne der Characeen (cf. JOHOW I), wie Fig. 5, V, zeigt, die ein Stück von einer älteren Blattzelle von *Chara foetida* nach einem Pikrinsäure-Hämatoxylin-Präparate darstellt. Es ist dies um so auffallender, als hier an irgend welche Beeinflussung des Zellkernes durch feste Einschlüsse oder dergl. nicht gedacht werden kann.

Uebrigens ist mit den anbei abgebildeten Zellkernen die Mannigfaltigkeit der Formen noch keineswegs erschöpft, vielmehr findet man namentlich in den Rindenzellen und Rhizoiden häufig stark in die Länge gestreckte, stellenweise in ganz feine Fäden ausgezogene Formen. Man könnte bezweifeln, ob man es hier wirklich noch mit echten Kernen zu thun hat; solange jedoch die Funktion des Kernes überhaupt noch nicht sicher festgestellt ist, scheint es mir zwecklos, diese Frage einer Discussion zu unterziehen.

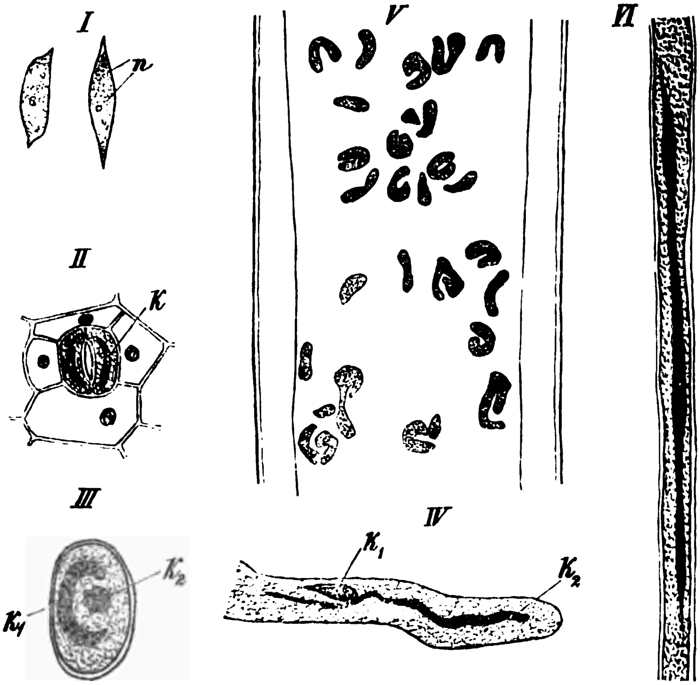


Fig. 5. (B. 541.)

I Zellkern aus der Epidermis des Blattes von *Hyacinthus* (250), n Nucleolus. II Epidermis von *Phajus grandifolius*, k Zellkern (250). III Pollenkorn von *Tradescantia virginica*, IV Pollenschlauchende von *Iris xipium*, k_1 vegetativer Kern, k_2 Kern der grösseren Zelle (300). V *Chara foetida*, Theil einer älteren Blattzelle (91). VI Theil einer Bastzelle von *Urtica urens*. III u. IV nach Elfving, VI nach Kallen.

Die absolute Grösse der Zellkerne schwankt innerhalb ziemlich weiter Grenzen; im Allgemeinen sind jedoch die Monocotylen und Gymnospermen durch grosse Zellkerne ausgezeichnet, während die Zellkerne vieler Algen und Pilze, wie z. B. die von *Penicillium* und *Vaucheria* schon an der Grenze der Leistungsfähigkeit des Mikroskopes liegen.

Ueber die Volumveränderungen, welche die Zellkerne in den verschiedenen Altersstadien der Zellen zeigen, liegen einige Messungen von Fr. Schwarz (I) vor; aus denselben ergiebt sich, dass das Volumen des Zellkerns sowohl im Stengel als auch in der Wurzel zunächst ziemlich schnell zunimmt, später aber allmählich wieder kleiner wird. Das grösste Volumen erreicht der Zellkern bei verschiedenen Pflanzen und Pflanzentheilen in sehr verschiedener Entfernung von der Spitze. So erlangen z. B. nach den Angaben des genannten Autors in den Wurzeln von *Zea Mays* die Zellkerne ihr grösstes Volumen in einer Entfernung von 2,5 mm von der Spitze, die im Stengel von *Phaseolus* dagegen erst in der Entfernung von 80 mm.

5. Ueber die Funktion des Zellkernes lassen sich zur Zeit noch keine sicheren Angaben machen. Vor Allem aber ist die früher sehr verbreitete Ansicht, dass demselben bei der Zelltheilung eine wichtige Rolle zukommen sollte, von den meisten Autoren wieder aufgegeben, nachdem, wie wir noch näher sehen werden, der Nachweis geliefert war, dass Zelltheilung und Kerntheilung in ver-

schiedenen Fällen unabhängig von einander verlaufen können. SCHMITZ (III, 34) und STRASBURGER (I, 241) haben nun neuerdings die Ansicht ausgesprochen, dass die Neubildung der Proteinsubstanz als die physiologische Funktion des Zellkernes anzusehen sei. Irgendwie zwingende Beweise werden jedoch von den genannten Autoren für ihre Hypothese nicht angeführt. Dahingegen hat KLEBS (I, 194) neuerdings einige Versuche beschrieben, die auf eine Beziehung des Zellkernes zur Membranbildung hindeuten. KLEBS fand nämlich an Zellen von *Zygnema*, deren Plasmakörper bei der Plasmolyse in 10$\frac{0}{0}$ Zuckerlösung in zwei Stücke zerfallen war, dass nur derjenige Theil im Stande war, sich mit einer neuen Membran zu umgeben, der den Zellkern enthielt, während auch die andere Partie des Plasmakörpers noch lange am Leben blieb und sogar am Licht Stärke bilden konnte. Es steht zu erwarten, dass eine weitere Verfolgung dieser Versuche noch zu wichtigen Aufschlüssen über die Funktion des Zellkernes führen wird.

Erwähnen will ich schliesslich noch, dass andere Autoren den Zellkern als den Träger der erblichen Eigenthümlichkeiten ansehen, eine Hypothese, die natürlich einer exacten Behandlungsweise nicht fähig ist.

Kapitel 5.

Feinere Struktur und chemische Beschaffenheit des ruhenden Kernes.

Durch die neueren Untersuchungen von FLEMMING, STRASBURGER, SCHMITZ u. a. wurde konstatirt, dass im ruhenden Zellkern[1]) abgesehen von den meist scharf hervortretenden Kernkörperchen und den allerdings nur in den seltensten Fällen beobachteten fremdartigen Einschlüssen von Proteinkrystalloiden, zwei verschiedene Substanzen vorhanden sind, von denen die eine das sogen. Kerngerüst oder Chromatingerüst bildet, die andere als Kernsaft bezeichnet wird. Ausserdem wird der Kern höchst wahrscheinlich stets durch eine Kernmembran nach aussen hin abgegrenzt.

1. Das Kerngerüst. Dasselbe ist allerdings nur in seltenen Fällen im Kern der lebenden Zelle direkt wahrzunehmen, es tritt aber an den grösseren Kernen nach Zusatz geeigneter Tinctionsmittel meist deutlich hervor, weil es dem Kernsaft gegenüber durch bedeutend stärkere Tinctionsfähigkeit ausgezeichnet ist.

Mit Hilfe der besten derzeitigen optischen Hilfsmittel und der verschiedenartigsten sorgfältig geprüften Präparationsmethoden gelangte nun FLEMMING (I, 100 und 113) zu der Ansicht, dass das Kerngerüst im Allgemeinen aus sehr zarten Fäden besteht, die sich vielfach verästeln und mit einander verwachsen und so ein feines Netzwerk bilden (cf. Fig. 7, I). Ebenso geben nun auch die meisten neueren Beobachter (cf. STRASBURGER III, 249 und GUIGNARD V, 358) zu, dass die direkte Beobachtung in den meisten Fällen ein wahres Netzwerk und nur ausnahmsweise einen knäuelartig gewundenen Faden erkennen lässt. Dennoch halten STRASBURGER und GUIGNARD auch neuerdings noch an der Existens eines zusammenhängenden Fadens im Kerngerüst fest. Nach STRASBURGER ist dieselbe schon deshalb wahrscheinlich, da es sonst auffallen müsste, dass sich bei Beginn der Zelltheilung aus diesem Netzwerk ein so eng gewundener in einander greifende Windungen zeigender Faden herausbilden sollte. So lange wir jedoch über die Mechanik der Kerntheilung ohne alle Anhaltspunkte sind, scheinen mir derartige Speculationen ohne jede Beweiskraft.

---

[1]) Der Ausdruck »ruhender Kern« soll im Folgenden, wie auch sonst in der Literatur bereits geschehen, zur Bezeichnung des nicht in Theilung begriffenen Kernes gebraucht werden.

Die Frage, ob alle Kerne ein solches differenzirtes Kerngerüst besitzen, lässt sich zur Zeit noch nicht entscheiden, denn an solchen Kernen, die in Folge ihrer geringen Grösse auch unter Anwendung unserer besten optischen Hilfsmittel kaum noch mit einiger Sicherheit als solche erkannt werden können, lässt sich natürlich eine weiter gehende Differenzirung nicht mehr beobachten. Auf der anderen Seite ist es bei den grösseren Kernen nach Anwendung der geeigneten Präparationsmethoden stets gelungen eine gewisse Differenzirung zu beobachten.

Von BALBIANI (I) und PFITZNER (I) wurden nun zunächst an thierischen Objekten im Kerngerüst zwei verschiedene Substanzen unterschieden, von denen die eine stark tinctionsfähige in Form von Kügelchen (Chromatinkugeln nach PFITZNER) einer weniger oder gar nicht tinctionsfähigen Grundmasse eingebettet sein soll. Ebenso haben nun neuerdings GUIGNARD (IV, V), HEUSER (I) und STRASBURGER (III) auch in pflanzlichen Zellkernen eine feinere Structur des Kerngerüstes beobachtet. STRASBURGER bezeichnet die Chromatinkugeln PFITZNER's als Nucleo-Mikrosomata und die nicht tinctionsfähige Grundsubstanz des Kerngerüstes als Nucleo-Hyaloplasma. Die Nucleomikrosomen sind übrigens nicht nur in verschiedenen Kernen, sondern häufig auch in einem und demselben Kerne von sehr verschiedener Grösse; stellenweise erreichen sie sogar solche Dimensionen, dass sie leicht mit dem sogleich näher zu besprechenden Kernkörperchen verwechselt werden können.

2. Die Kernkörperchen oder Nucleolen bilden meist rundliche Körper. die häufig in Folge stärkerer Lichtbrechung auch in der lebenden Zelle scharf hervortreten. In dem Stammscheitel von *Elodea canadensis* hebt sich z. B. der Nucleolus viel deutlicher gegen die übrige Kernmasse ab, als der ganze Kern gegen das Cytoplasma, so dass man hier bei mässiger Vergrösserung leicht den Nucleolus für den Kern halten könnte.

Sehen wir nun zunächst von dem zeitweiligen Verschwinden der Kernkörperchen während der indirecten Kerntheilung, auf das wir noch im nächsten Kapitel zurückkommen werden, ab, so dürfte sich in den jungen Zellen der höheren Gewächse stets das Vorhandensein von einem oder mehreren Kernkörperchen in jedem Zellkern nachweisen lassen. Die Zahl derselben ist übrigens stets eine geringe, meist ist nur ein Kernkörperchen vorhanden, häufig aber auch 2, selten mehr. Ebenso ist es auch bei den meisten Algen wie z. B. *Spirogyra*, *Oedogonium*, *Cladophora*, den *Diatomeen* und *Florideen*. nicht schwer ein Kernkörperchen nachzuweisen. Ferner beobachtete BERTHOLD (III) ein oder 2—3 Kernkörperchen bei *Derbesia* und *Codium*. Schwieriger ist dieser Nachweis bei den meisten Pilzen, doch wurde bereits pag. 519 hervorgehoben, dass bei *Leptomitus* und *Saprolegnia* der Nachweis von Kernkörperchen gelungen ist. Dahingegen giebt ZOPF (I, 7) an, dass den Kernen der *Myxomyceten* ein Nucleolus stets fehlen soll.

In zahlreichen Fällen bleiben nun die Nucleolen auch in den älteren Kernen erhalten, in anderen Fällen sind sie jedoch später nicht mehr nachweisbar; die diesbezügliche Literatur, die irgend welche allgemeineren Schlüsse noch nicht gestattet, wurde bereits von ZACHARIAS zusammengestellt (IV, 292).

Von Interesse ist in dieser Beziehung das Verhalten der *Characeen*-Kerne. An diesen war schon JOHOW (I) durch Vergleichung fixirter Präparate zu der Ansicht gelangt, dass die Nucleolen sich zunächst in die Länge strecken und schliesslich in ein complicirtes System verzweigter und zum Theil isolirter Stränge übergehen sollten. Diese Schlüsse hat nun neuerdings ZACHARIAS (IV, 291) durch Beobachtungen an lebenden Rhizoiden-zellen vollkommen bestätigt gefunden. ZACHARIAS konnte unter dem Mikroskop direct in der lebenden Zelle die verschiedenartigsten Gestaltsveränderungen des Nucleolus beobachten.

Schliesslich mag noch auf das eigenartige Verhalten der Nucleolen in den Sexualzellen hingewiesen werden; wie nämlich ZACHARIAS (IV, 289) neuerdings hervorgehoben, verschwinden in denjenigen Zellen, aus denen sich die männlichen Sexualzellen entwickeln, die Nucleolen meist schon vor deren definitiver Ausbildung, während der Nucleolus in der Eizelle stets erhalten bleibt.

Was die absolute Grösse der Nucleolen anlangt, so verhalten sich dieselben nach den Messungen von FRANK SCHWARZ (I) insofern dem ganzen Kerne analog, als ihre Grösse nach Vollendung der Zelltheilungen zunächst zunimmt, um später allmählich wieder abzunehmen. Ausserdem liegen einige Experimente von ZACHARIAS (IV, 293) über die Abhängigkeit der Grösse des Nucleolus von der Beleuchtung vor. Nach diesen soll bei *Galanthus* durch Verdunkelung das Verschwinden der Nucleolen beschleunigt werden, während bei *Spirogyra* durch Lichtabschluss auch nach 14 Tagen keine Aenderung der Nucleolen hervorgebracht wurde.

Ueber die Funktion des Nucleolus lässt sich nach den zur Zeit vorliegenden Untersuchungen noch keine Angabe machen. Es haben zwar bereits verschiedene Autoren diesbezügliche Hypothesen aufgestellt; dieselben ermangeln aber noch sämmtlich einer exacten Begründung. Soviel scheint jedoch schon jetzt sichergestellt, dass die Nucleolen ein besonderes Organ im Zellkern darstellen, das namentlich auch mit dem Kerngerüst nicht einfach zusammengestellt werden darf, wie dies bereits mehrfach geschehen ist. Denn durch eine blosse Berührung zwischen dem Kerngerüst und den Nucleolen kann eine solche Annahme natürlich nicht begründet werden; überdies haben auch verschiedene Autoren, wie wir noch näher sehen werden, direct nachgewiesen, dass sich das Kerngerüst und die Nucleolen gegen Tinctionsmittel und chemische Reagentien vielfach verschieden verhalten. Ich will an dieser Stelle nur erwähnen, dass, wie GUIGNARD (V, 318) mitgetheilt hat, durch ein geeignetes Gemisch von Methylgrün- und Fuchsin-Lösungen die Nucleolen roth, die Chromatinkugeln des Kerngerüstes aber grün gefärbt werden können.

Das Vorhandensein einer feineren Structur der Nucleolen wurde zwar von SCHMITZ (III, 17) behauptet; FLEMMING (I, 152) und andere Autoren konnten jedoch selbst an den grösseren Nucleolen weder im lebenden Zustande, noch nach Behandlung mit Reagentien irgend welche feinere Structur beobachten. Nur das Vorhandensein von Vacuolen wird von dem letztgenannten Autor (I, 151) in einigen Fällen z. B. bei *Spirogyra* constatirt. Vacuolen sind übrigens auch von verschiedenen anderen Autoren in den Nucleolen angetroffen worden.

3. Der Kernsaft, welcher die Maschen des Kerngerüstes ausfüllt, wird allgemein als eine structurlose Masse aufgefasst, die höchst wahrscheinlich eine dickflüssige Beschaffenheit besitzt. Er bleibt bei Tinction mit Safranin und Gentianaviolett, die speciell das Kerngerüst intensiv färben, vollkommen farblos, während Haematoxylin und andere Farbstoffe auch eine schwache Färbung des Kernsaftes bewirken können. Verschiedene Autoren haben aus letzterem Umstande auf den Eiweissgehalt des Kernsaftes geschlossen. Im übrigen fehlt es jedoch gänzlich an Anhaltspunkten über seine stoffliche Zusammensetzung.

Es mag an dieser Stelle noch bemerkt werden, dass CARNOY (I, 239) neuerdings abweichend von den übrigen Autoren ausser dem chromatischen Kerngerüst noch ein protoplasmatisches Netzwerk im Kern annimmt, das aus gleicher Masse wie das Cytoplasma bestehen soll. Es müssen jedoch erst weitere Untersuchungen darüber entscheiden, ob hier nicht Gerinnungsprodukte Täuschungen veranlasst haben. (cf. FLEMMING I, 176.)

4. Die Kernmembran. Die scharfe Abgrenzung des Kernes gegen das Cytoplasma wird nach den Untersuchungen von FLEMMING (I, 165) durch zwei verschiedene Umstände hervorgebracht. Einerseits sind die Fäden des Kerngerüstes in der Peripherie desselben meist flächenhaft ausgebreitet, so dass sie eine Membran zu bilden scheinen; eine genauere Untersuchung gut tingirter Präparate zeigt jedoch, dass wir es hier nicht mit einer ununterbrochenen Membran, sondern mit einer vielfach durchlöcherten Schicht zu thun haben, die der genannte Autor deshalb auch nicht als eine Membran sondern als chromatische Wandschicht bezeichnet.

Ausserdem gelang es aber FLEMMING in zahlreichen Fällen, so auch bei *Spirogyra*, das Vorhandensein einer — wenn auch zarten — Membran mit voller Sicherheit zu beobachteu. Dieselbe zeichnet sich dem Kerngerüst gegenüber dadurch aus, dass sie mit den specifischen Kerntinctionsmitteln, wie Safranin, nicht gefärbt wird, und nur solche Farbstoffe aufspeichert, die auch das Cytoplasma färben, wie z. B. Haematoxylin. Die mit dem letzteren Reagens behandelten Präparate sollen die Kernmembran am besten erkennen lassen.

Neuerdings hat auch GUIGNARD (V, 316) an einem in Theilung begriffenen Zellkerne aus dem Embryosack von *Lilium candidum* (cf. Fig. 8, I, pag. 536) das Vorhandensein einer Membran mit voller Sicherheit nachweisen können. Dieselbe hatte sich hier nämlich in Folge der Wirkung der Reagentien zum Theil vom Cytoplasma abgehoben und war somit, da das Kerngerüst bereits in der im folgenden Kapitel zu besprechenden Weise in die kurzen dicken Fadensegmente umgewandelt war, auf einer grossen Strecke nach beiden Seiten hin freigelegt. Der genannte Autor konnte sich an diesem Präparate auch davon überzeugen, dass irgend welche Unterbrechungen in der Kernmembran nicht vorhanden sind, wie dies auch von FLEMMING für die thierischen Zellen und *Spirogyra* angegeben wird.

Die Frage ob die Kernmembran aus dem Cytoplasma oder ans der Kernsubstanz entsteht, kann zur Zeit noch nicht entschieden werden; denn das oben erwähnte Verhalten derselben gegen Tinctionsmittel kann natürlich nicht als Beweis für die Entstehung aus dem Cytoplasma angesehen werden. Da sich aber auch ebenso wenig das Gegentheil beweisen lässt, kann man der von STRASBURGER vertretenen Ansicht eine gewisse Berechtigung nicht absprechen, nach der dieselbe als ein Theil des Cytoplasmas aufgefasst wird.

5. Proteinkrystalloide als Einschlüsse des Zellkerns. Als feste Einschlüsse des Zellkerns sind bislang nur Proteinkrystalloide mit Sicherheit constatirt und auch diese besitzen nach den vorliegenden Untersuchungen nur eine geringe Verbreitung. Sie wurden zuerst von RADLKOFER (I) bei *Lathraea Squamaria* beobachtet und zwar sollen sie bei dieser Pflanze in den Oberflächenzellen der Samenknospen am besten ausgebildet sein, sich aber auch in den übrigen Theilen der blüthentragenden Sprosse finden. Sodann hat J. KLEIN (I) Proteinkrystalloide in den Zellkernen von *Pinguicula* und *Ultricularia* aufgefunden, dieselben sollen bei *Pinguicula* namentlich in den Stielzellen der Drüsenhaare aller oberirdischen Theile leicht beobachtet werden können. Ferner finden sich nach RAUNKJÄR (cf. JUST, Jahresbericht 1882, pag. 409 und 1883 pag. 160) Zellkern-Proteinkrystalloide

in verschiedenen *Pyrola*-Arten, namentlich im Blüthenboden. Endlich hat in neuester Zeit LEITGEB (I) eine weitere Pflanze namhaft gemacht, in deren Zellkernen wenigstens in bestimmten Organen ebenfalls constant Proteinkrystalloide anzutreffen sein sollen; es ist dies *Galtonia candicans*. Dieselben sollen bei dieser Pflanze in der Epidermis der Perigonblätter und Staubgefässe am schönsten ausgebildet sein, aber auch ausserdem in verschiedenen oberirdischen Organen vorkommen.

Ausserdem sind noch zwei Fälle bekannt geworden, in denen die Proteinkrystalloide jedoch mehr sporadisch aufzutreten scheinen: so giebt zunächst KALLEN (I, 79) an, dass er — allerdings nur in seltenen Fällen — Proteinkrystalloide in den Borstenhaaren von *Urtica urens* beobachtet habe; sodann hat H. SCHENCK (I, 24) das Vorkommen von Proteinkrystalloiden in den Zellkernen der Borstenhaare von *Campanula Trachelium* constatiren können.

Der Form nach lassen sich nach den vorliegenden Untersuchungen zwei verschiedene Arten von Proteinkrystalloiden unterscheiden. In den meisten Fällen (*Lathraea, Pinguicula, Utricularia* und *Pyrola*) bilden sie quadratische oder rectanguläre Tafeln, die meist in grösserer Anzahl (oft zu 20 und mehr) in demselben Zellkern sich befinden und häufig ähnlich wie die Geldstücke in einer Geldrolle an einander gereiht sind. Bei *Galtonia, Urtica* und *Campanula* besitzen sie dagegen eine mehr gestreckte, prismenförmige Gestalt; nach KALLEN sollen bei *Urtica* zuweilen auch gekrümmte Formen auftreten. Die Anzahl der in einem Zellkern enthaltenen Krystalloide ist in diesen Pflanzen meist geringer; bei *Campanula* soll nach SCHENCK stets nur ein Krystalloid in einem Zellkern enthalten sein.

Auf die krystallographischen und physikalischen Eigenschaften der Proteinkrystalloide komme ich in einem späteren Kapitel zurück.

Was die chemische Zusammensetzung der Zellkern-Proteinkrystalloide anlangt, so wurde schon von RADLKOFER (I) mit Hilfe der bekannten microchemischen Proteinreactionen nachgewiesen, dass dieselben bei *Lathraea* aus proteinartiger Substanz bestehen; dasselbe wurde ebenso auch für die übrigen Pflanzen von den verschiedenen Autoren constatirt. In Wasser sind die Proteinkrystalloide höchst wahrscheinlich stets unlöslich; denn wenn auch beim Absterben der betreffenden Zellen in reinem Wasser meist eine Lösung der Proteinkrystalloide eintritt, so ist dies höchstwahrscheinlich dem Säuregehalt des Zellsaftes zuzuschreiben. Wenigstens fand LEITGEB, dass die Proteinkrystalloide von *Pinguicula* nach der Tödtung der Zellen ungelöst bleiben, wenn er die abgezogene Epidermis zuvor einige Tage lang in der feuchten Kammer gehalten hatte, in der die Zellen vollkommen lebensfähig blieben, ihren Säuregehalt aber verloren.

Ueber die Funktion der Proteinkrystalloide gestatten die vorliegenden Untersuchungen noch kein sicheres Urtheil. Durch einige Beobachtungen von LEITGEB (I, 120) ist jedoch sichergestellt, dass die Proteinkrystalloide im Stoffwechsel wieder verbraucht werden können. Der genannte Autor beobachtete nämlich eine ganz allmähliche Auflösung der Proteinkrystalloide, als er Winterknospen von *Pinguicula* im Dunkeln auswachsen liess. Ein vollständiges Verschwinden der Proteinkrystalloide trat ferner auch in den Perigonblättern von *Galtonia* ein. Aus letzterer Beobachtung kann man jedoch keineswegs auf eine Wanderung der Masse der Krystalloide nach dem Samen hin schliessen, denn das Verschwinden der Krystalloide fand nach LEITGEB in gleicher Weise auch an den isolirten Perigonblättern statt.

6. Chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Obwohl über die chemi-

schen Eigenschaften des Zellkerns eine sehr umfangreiche Literatur vorliegt, die vor Kurzem von ZACHARIAS (II, 627) zusammengestellt wurde, fehlen in dieser Hinsicht irgendwie sichergestellte Resultate noch fast gänzlich. Vor Allem scheint es mir geboten, besonders hervorzuheben, dass die Ausdrücke Chromatin, chromatische und achromatische Substanz u. dergl., die auch im Obigen wiederholt angewandt wurden, keineswegs etwa zur Bezeichnung irgend welcher bestimmter chemischer Verbindungen dienen können; sie beziehen sich vielmehr nur auf das Verhalten zu ganz bestimmten Farbstoffen, das über die stoffliche Zusammensetzung der betreffenden Körper keinen Aufschluss geben kann.

Als wahrscheinlich ist es jedoch nach den vorliegenden Untersuchungen anzusehen, dass im Zellkern neben den eigentlichen Eiweissstoffen das Nuclein sehr verbreitet ist. Es ist dies eine Verbindung oder eine Gruppe von verwandten Verbindungen, die den Proteinstoffen zwar in chemischer Beziehung wohl sehr nahe stehen, sich von diesen aber durch den Gehalt an Phosphor und dadurch, dass sie von angesäuerter Pepsinlösung nicht in Lösung übergeführt werden, unterscheiden. Uebrigens sind die chemischen Eigenschaften der Nucleine noch weniger sicher erforscht als die der Eiweissstoffe, und es ist auch namentlich ihre Beziehung zu diesen noch nicht festgestellt (cf. ZACHARIAS II, 639).

Schliesslich sei noch bemerkt, dass die Nucleolen, für die bereits verschiedene Autoren ein von dem Kerngerüst abweichendes Verhalten gegen Tinctionsmittel constatirt hatten, nach den neueren Untersuchungen von ZACHARIAS (IV, 262) kein Nuclein enthalten, sondern vorwiegend aus Eiweissstoffen und Plastin bestehen sollen.

Kapitel 6.

Kerntheilung und Kernverschmelzung.

Eine Neubildung von Kernen durch direkte Differenzirung aus dem Cytoplasma der Zelle findet nach unseren jetzigen Kenntnissen niemals statt; wenigstens ist in allen den Fällen, wo man früher ein Verschwinden und Wiedererscheinen der Kerne glaubte annehmen zu müssen, namentlich durch die umfassenden Untersuchungen von STRASBURGER und SCHMITZ nachgewiesen, dass dies Verschwinden nur ein scheinbares ist und dass in den meisten Fällen die complicirten Veränderungen, welche der Kern während der Theilung erleidet, die Täuschung der älteren Autoren veranlasst haben.

Allerdings ist noch vor Kurzem von PROHASKA (I und II) ein Fall beschrieben worden, in dem eine Neubildung von Kernen stattfinden sollte. Nach den Beobachtungen dieses Autors sollten nämlich im Embryosack verschiedener *Daphne* spec. nach der Befruchtung zahlreiche Kerne durch direkte Differenzirung im plasmatischen Wandbelag entstehen und später zu Endospermkernen werden. Nach STRASBURGER's Untersuchungen (VIII und IX) haben wir jedoch die von PROHASKA als junge Kerne gedeuteten Gebilde als eigenartige Plasmaansammlungen, zum Theil auch als inhaltleere Vacuolen aufzufassen, die zu den Endospermkernen in keiner genetischen Beziehung stehen. In der That konnte STRASBURGER neben jenen fraglichen Gebilden auch das Vorhandensein und die Theilung des normalen Embryosackkernes beobachten.

Ebenso ist übrigens auch in thierischen Zellen eine Neubildung von Kernen in keinem Falle mit voller Evidenz nachgewiesen; immerhin liegen in dieser Hinsicht noch einige nicht völlig aufgeklärte Beobachtungen vor (cf. FLEMMING, I, 366).

Alle Vermehrung der Kerne beruht somit, soviel wir zur Zeit mit Sicherheit constatiren können, auf Theilung bereits vorhandener Kerne. Wir haben nun in dieser Hinsicht zwei verschiedene Theilungsmodi zu unterscheiden: die direkte Theilung (Fragmentation) und die indirekte Theilung oder Karyokinese. Bei der ersteren wird der Mutterkern durch einfache Abschnürung in zwei Tochterkerne zerlegt, während bei der indirekten Kerntheilung sich tiefgreifende Umlagerungen in der Substanz des Kernes abspielen, die die noch näher zu besprechenden charakteristischen Kerntheilungsfiguren veranlassen. Da somit die direkte Theilung unstreitig als der bei Weitem einfachere Process gelten muss, so wollen wir auch mit der Besprechung derselben beginnen, obwohl ihre Verbreitung eine viel beschränktere ist, als die der indirekten Kerntheilung.

1. Direkte Kerntheilung.

Da es bislang noch in keinem Falle gelang, die direkte Kerntheilung in der lebenden Pflanzenzelle in ihren verschiedenen Stadien zu verfolgen, so kann man natürlich nur auf indirektem Wege auf das Vorkommen derselben und auf die Art und Weise ihres Verlaufes schliessen. Als Beweis für die Existenz der direkten Kerntheilung hat man es nun namentlich angesehen, wenn es nicht gelang in Zellen, in denen unstreitig eine Vermehrung der Zellkerne stattfinden musste, irgend welche Bilder aufzufinden, die auf eine Vermehrung der Kerne durch indirekte Theilung schliessen liessen und wenn ferner die Zellkerne in den betreffenden Zellen Formen zeigten, die auf eine direkte Kerntheilung hindeuteten, wenn dieselben also namentlich in der Mitte eingeschnürt oder in zwei Hälften auseinander gezogen waren, die nur noch durch schmale Verbindungsfäden zusammenhingen. Es leuchtet jedoch ein, dass beide Kriterien mit grosser Vorsicht angewandt werden müssen; denn da die indirekte Kerntheilung relativ schnell verläuft und wir über die Bedingungen, unter denen sie eintritt, noch völlig im Unklaren sind, so kann dieselbe natürlich leicht übersehen werden, namentlich in solchen Fällen, in denen überhaupt nur wenige Kerntheilungen in relativ langer Zeit erfolgen. Ferner können aber auch die angeführten Gestalten des Zellkerns nicht als vollgiltige Beweise für die direkte Kerntheilung angesehen werden; denn abgesehen davon, dass der Zellkern häufig die verschiedenartigsten Gestalten zeigt, ohne dass deswegen auch zugleich stets eine Vermehrung der Kerne erfolgte, können namentlich auch Bilder, die in Wirklichkeit durch Kernverschmelzung entstanden sind, zu Täuschungen Veranlassung geben.

Immerhin dürfte das Vorhandensein von allen Uebergangsstufen zwischen dem normalen rundlichen Kerne, den vermeintlichen Theilungsstadien und den schliesslich getrennten Kernen mit grosser Wahrscheinlichkeit für das thatsächliche Vorhandensein der direkten Kerntheilung sprechen. Jedenfalls lässt sich aber schon jetzt mit voller Sicherheit behaupten, dass bei den höheren Gewächsen die Verbreitung der direkten Kerntheilung nur eine sehr beschränkte ist. Sie ist zunächst nur auf diejenigen Fälle beschränkt, in denen mit der Kerntheilung keine Zelltheilung mehr Hand in Hand geht und auch in diesen Fällen keineswegs ausnahmslos anzutreffen: es gehören ja die Kerntheilungen im Embryosack mit zu den schönsten Beispielen der indirekten Kerntheilung und auch in den Bastzellen und ungegliederten Milchröhren der pag. 515 erwähnten Pflanzen hat Treub (I) eine Vermehrung der Kerne durch indirekte Theilung constatiren können.

Demgegenüber scheint nun aber in den älteren mehrkernigen Parenchymzellen die Vermehrung der Kerne stets durch direkte Theilung zu erfolgen (cf. Johow II und Strasburger XII). Dasselbe soll ferner auch nach den Angaben der pag. 516 erwähnten Autoren in den mehrkernigen hypertrophischen Zellen der Fall sein.

Unter den niederen Gewächsen ist die direkte Kerntheilung mit einiger Sicherheit nur für die älteren Zellen der *Characeen* nachgewiesen (cf. Johow I). Es finden sich zwar noch verschiedene Angaben über direkte Kerntheilung bei anderen Thallophyten in der Literatur, es ist hier jedoch noch zweifelhaft, ob nicht der Umstand, dass es bei ihnen bisher nicht gelang, die Stadien der indirekten Theilung aufzufinden, der Kleinheit der in Frage kommenden Körper und den Schwierigkeiten der Präparation, namentlich der geeigneten Fixirung und Tinction, zuzuschreiben ist.

Was nun die Art und Weise der Theilung anlangt, so scheint dieselbe namentlich häufig in der Weise vor sich zu gehen, dass der Kern sich zunächst in die Länge streckt, sich dann in der Mitte immer mehr verdünnt, so dass allmählich die beiden Kernhälften nur noch durch ein sehr feines Verbindungsstück verbunden bleiben, das häufig sogar in einen langen Faden ausgezogen sein kann. Durch ein Zerreissen des Verbindungsstückes wird dann schliesslich die vollständige Trennung der beiden Tochterkerne bewirkt (cf. Fig. 6, I u. II).

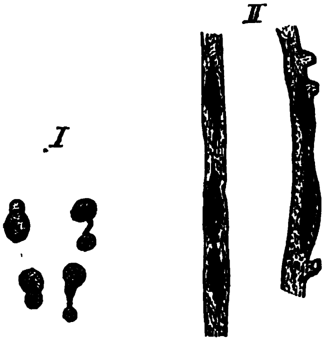


Fig. 6. (B. 542.)

I Zellkerne aus dem Parenchym eines alten Internodiums von *Tradescantia virginica* (140). II Zellkerne aus Bastzellen von *Urtica urens*. II nach Kallen.

Eine ganz abweichende Art der direkten Kerntheilung will neuerdings Kallen (I, 68) in den Bastzellen von *Urtica urens* constatirt haben. Es sollen nämlich zunächst im Kerne Vacuolen auftreten, durch deren Ausdehnung derselbe schliesslich in zwei oder mehrere Stücke zerlegt werden soll. Ich muss jedoch bemerken, dass durch die von Kallen gegebenen Zeichnungen ein Beweis für einen solchen Theilungsmodus nicht erbracht wird und dass etwas ähnliches noch von keinem anderen Autor beobachtet wurde.

Auffallen muss es noch, dass in allen den Zellen, in denen die direkte Kerntheilung angenommen wird, die vermeintlichen Theilungsstadien so ungemein häufig angetroffen werden, während doch meist nur sehr wenig Theilungen in denselben stattfinden. So findet man in den älteren Zellen der *Tradescantia*-Internodien meist nicht mehr als zwei Kerne, und doch sind hier in den Markzellen die vermeintlichen Theilungsstadien durchaus nicht selten. Stellenweise zeigen die Kerne sogar ein fast traubenförmiges Ansehen, so dass hier eine gleichzeitige Zerlegung in eine grosse Anzahl bis gegen 10 Kerne stattfinden müsste. Man könnte nun zur Erklärung dieser Thatsache die Annahme machen, dass die direkte Kerntheilung sich sehr langsam abspielt, wahrscheinlicher scheint es mir jedoch, dass die vermeintlichen Stadien der direkten Kerntheilung überhaupt nicht alle wirkliche Theilungsstadien darstellen, dass vielmehr in den betreffenden Zellen der Kern fortwährenden Gestaltveränderungen unterworfen ist, die nur selten zu einer wirklichen Theilung des Kernes in zwei Tochterkerne führen. Ob sich nun diese Gestaltveränderungen aber ganz allmählich vollziehen oder ob die Kerne in den betreffenden Zellen eine, wenn auch langsame, amoeboide Bewegung ausführen, muss aus Mangel an Untersuchungen am lebenden Material dahingestellt bleiben. Ich will nur bemerken, dass nach Zopf (II, 15) die Kerne verschiedener *Monadinen* in der That amoeboide Bewegungen machen.

Schliesslich mag noch erwähnt werden, dass namentlich früher verschiedene Autoren die direkte Kerntheilung als eine den Verfall des Kernes charakterisirende Eigenthümlichkeit angesehen und als Fragmentation bezeichnet haben: es scheint mir jedoch zur Zeit nicht möglich, für die Berechtigung einer solchen Annahme irgendwelche stichhaltigen Gründe anzuführen.

Auf die Frage, ob zwischen der direkten und indirekten Kerntheilung Uebergänge vorhanden seien, werden wir noch am Ende des nächsten Abschnittes zu sprechen kommen.

2. Indirekte Kerntheilung oder Karyokinese.

Für das Studium der indirekten Kerntheilung sind unstreitig die schon mehrfach erwähnten Tinctionsmethoden von der grössten Bedeutung. Denn wenn auch viele von den an fixirten und tingirten Präparaten gewonnenen Resultaten durch Beobachtungen an lebenden Zellen bestätigt sind, so sind doch in Folge der geringen Lichtbrechungsdifferenzen und der zum Theil sehr grossen Zartheit der in Frage kommenden Gebilde an lebenden Zellen selbst mit den besten optischen Hilfsmitteln nicht alle Einzelheiten des Theilungsprocesses zu verfolgen. Natürlich sind nun aber auch nicht alle in beliebiger Weise fixirten und tingirten Präparate im Stande zuverlässige Resultate zu liefern; vielmehr müssen der zum Theil sehr grossen Zartheit der zu untersuchenden Objekte gemäss die anzuwendenden Methoden mit um so grösserer Sorgfalt und Kritik auf ihre Brauchbarkeit geprüft werden. In dieser Hinsicht hat sich namentlich Flemming sehr verdient gemacht und die von diesem Forscher empfohlenen Methoden können in der That einen hohen Grad von Zuverlässigkeit beanspruchen.

Wenn nun auch die Kerntheilungsvorgänge erst in einer geringen Anzahl von Fällen mit der genügenden Gründlichkeit erforscht sind, so haben die zur Zeit vorliegenden Untersuchungen doch bereits das höchst bemerkenswerthe Resultat geliefert, dass in den am besten untersuchten Fällen zwischen dem Theilungsmodus pflanzlicher und thierischer Kerne in allen wichtigen Punkten die grösste Aehnlichkeit besteht. Indem ich auf diesen Punkt später zurückkomme, möchte ich an dieser Stelle nur noch betonen, dass es natürlich sehr wünschenswerth sein muss, für die bei der thierischen und pflanzlichen Karyokinese gemeinsam zu beobachtenden Erscheinungen auch eine einheitliche Nomenclatur anzuwenden. Es scheinen mir nun in dieser Hinsicht die von Flemming in seinem schon mehrfach citirten grundlegenden Werke (I) gebrauchten Ausdrücke am meisten zu einer solchen Verallgemeinerung geeignet und es sollen dieselben auch im Folgenden, so weit irgend möglich, angewandt werden.

A. Kerntheilung bei den Cormophyten.

Im Folgenden mögen zunächst an einem Beispiele, an dem dank der Untersuchungen von Flemming, Heuser und Strasburger die Metamorphosen des Kernes während der indirekten Theilung am besten bekannt sind, die einzelnen Phasen der Karyokinese in ihren Hauptmomenten beschrieben werden; und zwar wähle ich hierzu die Kerne aus dem Embryosack von *Fritillaria imperialis*.

Diese sind in Folge ihrer bedeutenden Grösse und guten Präparationsfähigkeit zur Untersuchung sehr gut geeignet; ausserdem sind sie auch deswegen ganz besonders günstig zum Studium der Kerntheilung, weil, wie Soltwedel (I, 354) zuerst beobachtet, die Kerntheilung stets am einen Ende des Embryosackes beginnt und von hier kontinuirlich und ziemlich schnell nach dem anderen Ende hin fortschreitet[1]. Man trifft in Folge dessen an einem frei präparirten Wandbeleg, der überhaupt Theilungsstadien enthält, meist alle aufeinanderfolgenden Stadien nebeneinander an und überdies in der Reihenfolge, in der die einzelnen Stadien aufeinanderfolgen.

Indirekte Kerntheilung im Embryosack von *Fritillaria imperialis.*

Das verschiedenartige Verhalten gegen gewisse Farbstoffe, wie Safranin und Gentianaviolett, lehrt zunächst, zwei verschiedene Substanzen in den karyokinetischen Figuren zu unterscheiden; während nämlich ein Theil der Kernfigur bei geeigneter Präparationsweise durch die genannten Farbstoffe intensiv gefärbt wird, bleibt der andere, wie auch das Cytoplasma, vollkommen farblos. Diese beiden Substanzen lassen sich nun während des ganzen Verlaufes der Karyokinese getrennt verfolgen und es soll denn auch mit Rücksicht auf die verschiedene Tinctionsfähigkeit nach der von FLEMMING eingeführten Terminologie zwischen einer chromatischen und einer achromatischen Kernfigur unterschieden werden. Es mag jedoch gleich hervorgehoben werden, dass die achromatische Kernfigur durch andere Farbstoffe, wie z. B. Haematoxylin, ebenfalls gefärbt wird, wenn auch meist etwas weniger intensiv, als die chromatische Kernfigur.

I. In der Metamorphose der chromatischen Kernfigur, die unstreitig den am meisten in die Augen fallenden Theil der gesammten karyokinetischen Figur darstellt, sollen nun mit FLEMMING 5 verschiedene Stadien unterschieden werden. Dieselben sind in der nebenstehenden Fig. 7 in II—VI nach Zeichnungen von HEUSER (I) und SRASBURGER (III) dargestellt und werden von FLEMMING als Knäuelform (Spirem), Sternform (Aster), Umlagerungsfigur (Metakinesis), Sternform der Tochterkerne (Dyaster) und Knäuelform der Tochterkerne (Dispirem) bezeichnet.

Die während dieser 5 Phasen eintretenden Veränderungen der chromatischen Figur lassen sich nun kurz in folgender Weise charakterisiren:

1. Das in Fig. II abgebildete Fadenknäuel oder Spirem bildet sich aus dem Kerngerüst des ruhenden Kernes (I) dadurch, dass sich die zarten Balken desselben durch Contraction oder Verschmelzung immer mehr verdicken und unter Aufhebung von Anastomosen schliesslich zu einem einzigen zusammenhängenden Faden, dem »Kernfaden« werden. Dieser zeichnet sich, wie eine Vergleichung der Figuren I und II sofort erkennen lässt, dem feinen Netzwerk des ruhenden Kernes gegenüber ausser durch seine viel bedeutendere Mächtigkeit auch namentlich durch seinen glatten Umriss und seine gleichmässige Dicke aus.

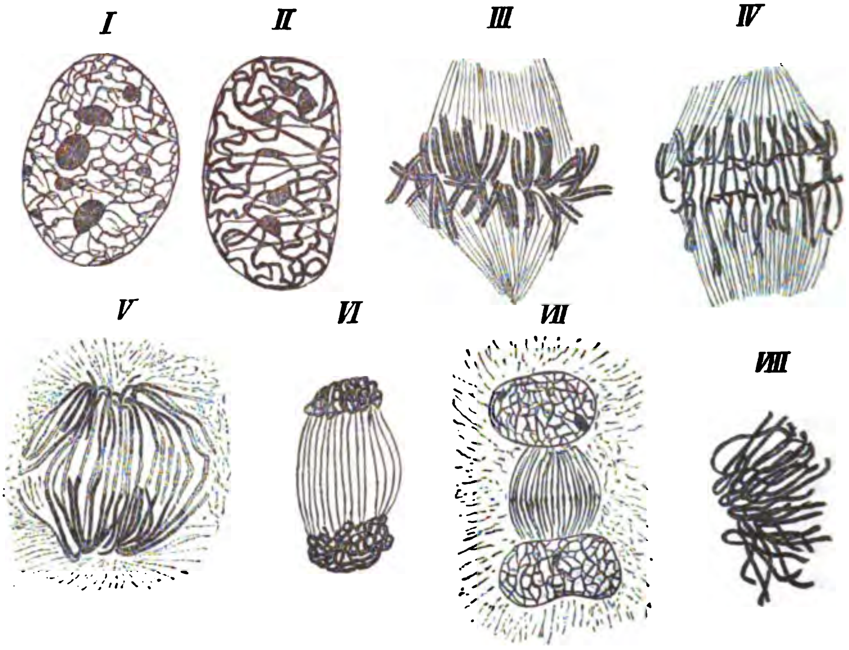
2. In der zweiten Phase der Kerntheilung wird zunächst der Kernfaden immer kürzer und entsprechend dicker, seine wellenförmigen Biegungen verschwinden immer mehr, und gleichzeitig zerfällt er in eine Anzahl ungefähr gleich langer Fadenstücke. Dieselben sind ungefähr in der Mitte eingeknickt und anfangs derartig orientirt, dass sie der Aequatorialebene[2] parallel laufen und mit den freien Enden alle nach einer Seite gerichtet sind (cf. Fig. VIII, die ein Uebergangsstadium

---

[1] Eine solche gleichzeitige Theilung in einer grossen Anzahl benachbarter Zellkerne kommt übrigens auch in anderen Geweben häufig vor, so beobachtete z. B. TREUB (I, III) ein gleiches Verhalten in den Antheridienfäden von *Chara* und in den Bastzellen und ungegliederten Milchröhren.

[2] Man bezeichnet allgemein bei der Beschreibung der Teilungsfiguren diejenigen Enden der Kerne, welche in die Richtung fallen, in der die Kerne später auseinanderweichen, als Pole, die Verbindungslinie der Pole als Achse und die auf dieser in deren Mitte senkrecht stehende Ebene als Aequatorialebene.

zwischen Spirem und Aster darstellt). Durch eine Drehung von 90° wird jedoch alsbald bewirkt, dass die Segmente zumeist der Längsache parallel laufen: zum Theil strahlen sie aber auch vom Aequator frei nach aussen hin. Fig. III. stellt die fertig ausgebildete Sternform dar; die Segmente sind in dieser immer dicker und kürzer geworden und derartig in der Nähe des einen Endes umgebogen, dass das kürzere Stück in die Aequatorialebene fällt. Die Segmente haben ferner inzwischen ihren mehr rundlichen Querschnitt verloren und sind bandartig verbreitert; es ist in ihnen auch bereits eine farblose Längszone in der Mitte wahrnehmbar, in der schliesslich die Längsspaltung der Segmente erfolgt.



(B. 543.) Fig. 7.

Kerntheilungsstadien aus dem Wandbeleg von *Fritillaria imperialis*. I—III u. V—VII nach Heuser, IV u. VIII nach Strasburger.

3. In dem nun folgenden Stadium der Metakinesis, das auch wohl als Aequatorialplatte bezeichnet wird, findet die Trennung der chromatischen Substanz in die chromatischen Figuren der beiden Tochterkerne statt, und zwar in der Weise, dass von den beiden durch Längsspaltung aus einem jeden Segmente hervorgehenden Hälften je eine in jeden Tochterkern wandert.

4. Nach Trennung der Segmenthälften rücken dieselben nach den Polen zu weiter auseinander und strecken sich namentlich an dem dem Aequator zugerichteten Ende gerade. Es entsteht so die Fig. V abgebildete Sternform der Tochterkerne (Dyaster).

5. Die Tochterknäuelform (Dispirem) bildet sich dann in der Weise, dass die nach dem Aequator hin gerichteten Enden der Fadensegmente eingezogen werden, dass diese sich wellenförmig krümmen und mit den Enden in der Weise verschmelzen, dass wieder ein zusammenhängender Kernfaden entsteht. (cf. Fig. VI.)

6. Aus dem Fadenknäuel des Tochterkernes bildet sich nun endlich in der

Weise das Kerngerüst des fertigen Tochterkernes, dass der Kernfaden immer feiner und unregelmässiger wird, seine Krümmungen immer mehr zunehmen und schliesslich durch Anastomosenbildung ein echtes Netzgerüst gebildet wird, (cf. Fig. VII) wie wir dies vor dem Beginn der Karyokinese in dem ruhenden Mutterkern antrafen (Fig. I).

II. Bedeutend einfacher verhält sich die achromatische Kernfigur während der Karyokinese. Dieselbe entsteht nach der Bildung des Spirems und ist erst in der Sternform deutlich sichtbar (cf. Fig. 7, III). Sie erscheint dann in Form feiner Fäden, die vom Aequator aus sich nach den Polen hin zusammenneigen, ohne sich jedoch genau in einem Punkte zu treffen. Diese achromatischen Fäden, die in Uebereinstimmung mit FLEMMING als Spindelfasern bezeichnet werden mögen, bleiben nun während des gesammten weiteren Verlaufs der Karyokinese erhalten. Es ist sogar aus Fig. VII ersichtlich, dass die Spindelfasern auch nach der vollkommenen Ausbildung der Tochterkerne noch mindestens die gleiche Mächtigkeit besitzen, als bei ihrem ersten Auftreten. Diese Figur zeigt ferner, dass in der Mitte der Spindelfasern knotenförmige Verdickungen auftreten. Es mag gleich jetzt hervorgehoben werden, dass an dieser Stelle, wenn mit den Kerntheilungen Zelltheilungen Hand in Hand gehen, die Cellulosemembran gebildet wird, dass aber die in unserem Falle in der Mitte der Spindelfasern auftretenden Knötchen, die sonst das erste Anzeichen der Membranbildung bilden, später ebenso wie die Spindelfasern selbst wieder verschwinden.

III. Schliesslich mag noch auf das Verhalten der Nucleolen, der Kernmembran und des Cytoplasmas während der karyokinetischen Kerntheilung hingewiesen werden.

Die Nucleolen sind, wie aus Fig. 7, III, ersichtlich ist, schon in der Phase der Sternform nicht mehr nachzuweisen. Sie verschwinden denn auch in der That ungefähr gleichzeitig mit der Segmentirung des Kernfadens. Sie treten in den Tochterkernen erst wieder auf, wenn das Fadenknäuel desselben bereits in das Kerngerüst des ruhenden Kernes übergegangen ist (cf. Fig. 7, VII).

Die Kernmembran verschwindet ebenfalls während der Karyokinese und zwar stets vor der Ausbildung der Sternform, so dass von dieser Phase an eine scharfe Abgrenzung zwischen Kern und Cytoplasma nicht mehr möglich ist. Um die Tochterkerne bildet sich eine neue Membran in der Phase des Dispirems.

Für die Vorgänge im Cytoplasma ist unser Beispiel weniger günstig. Es ist jedoch immerhin aus Fig. 7, V u. VII, ersichtlich, dass zur Zeit der Karyokinese in der Umgebung des Kernes das Cytoplasma eine gewisse strahlenförmige Structur zeigt, und dass die Radien derselben ungefähr nach den Polen der achromatischen Kernspindel gerichtet sind.

Nach obiger Orientirung über die Hauptmomente der indirekten Kerntheilung sollen nun zunächst einige Einzelheiten des karyokinetischen Prozesses etwas eingehender besprochen werden, die zum Theil in dem obigen Beispiel nicht so gut zu beobachten sind, zum Theil auch zur Zeit noch von den verschiedenen Autoren in verschiedener Weise angegeben und gedeutet werden. Zugleich soll hierbei auch auf einige an verschiedenen Pflanzen zu beobachtende Abweichungen von dem oben geschilderten Beispiele aufmerksam gemacht werden.

Zunächst ist hervorzuheben, dass ein sehr verschiedenartiges Aussehen der Kernfiguren dadurch hervorgebracht werden kann, dass die Zahl und Gestalt der chromatischen Fadensegmente eine verschiedene ist. So ist z. B. die Fig. 8, II, die den Beginn der Metakinese des primären Embryosackkernes von *Lilium candidum* darstellt, von der Fig. 7, III, durch eine bedeutend geringere Zahl und Länge der Kernfadensegmente unterschieden.

Während es nun bei *Fritillaria* nicht wohl möglich ist, die Zahl der gebildeten Fadensegmente mit voller Sicherheit zu constatiren, hat GUIGNARD (V, 320) festgestellt, dass bei der ersten Theilung des primären Embryosackkerns von *Lilium candidum* stets 12 Segmente gebildet werden. In anderen Fällen hat der genannte Autor (V, 333) auch 16 Segmente beobachtet; doch scheint in dieser Beziehung auch nach den Angaben GUIGNARD's keine vollständige Constanz vorhanden zu sein.

Besondere Beachtung verdient ferner die Längsspaltung der Fadensegmente und das Hinüberwandern je einer Segmenthälfte nach jedem Tochterkerne hin, denn es wird hierdurch natürlich eine sehr gleichmässige Vertheilung der chromatischen Substanz des Mutterkernes auf die Tochterkerne bewirkt.

Die Längsspaltung der Fadensegmente, die von FLEMMING zuerst an thierischen und einigen pflanzlichen Objekten aufgefunden wurde, deren allgemeine Verbreitung an pflanzlichen Zellen zuerst von GUIGNARD (IV) nachgewiesen wurde, kann nun in verschiedenen Phasen der Karyokinese erfolgen; meist tritt sie jedoch erst nach Vollendung der Sternform ein.

Abweichend verhalten sich jedoch in dieser Beziehung z. B. die Pollenmutterzellen von *Fritillaria persica* (cf. STRASBURGER III). Bei diesen weichen die Segmenthälften häufig schon vor der Bildung der Sternform an einem der Enden auseinander, so dass die gebildeten Fadensegmente häufig die Gestalt eines Y zeigen.

Das Auseinanderweichen der Segmente geschieht, wie von GUIGNARD (IV) und HEUSER (I) fast gleichzeitig nachgewiesen wurde, jedenfalls in vielen Fällen einfach in der Weise, dass zuerst die den Spindelfasern zugekehrten Enden sich längs der Spindelfasern nach den Polen zu von einander entfernen, so dass diese Enden in den beiden Tochtersternen stets polwärts gekehrt sind.

Es mag jedoch noch hervorgehoben werden, dass STRASBURGER, der anfangs die Längsspaltung der Fadensegmente bestritten hat, später gerade bei *Fritillaria* einen complicirteren Modus der Umlagerung beobachtet haben will. Hier soll nämlich bei einem Theil der Segmente, bei dem das eine Ende vor dem Beginn der Metakinese nach einem der Pole zu gerichtet ist, bei der Trennung der äquatorialen Enden, diejenige Segmenthälfte, welche später nach dem Pole hinwandert, auf den das ganze Segment zuvor hingerichtet war, zunächst S-förmig gekrümmt, die andere Segmenthälfte aber in die Länge gestreckt werden, wie dies namentlich an dem am linken Rande der Fig. 7, IV, befindlichen Segmente ersichtlich ist. Nach der schliesslichen Trennung der polaren Enden muss dann offenbar in der Sternform der Tochterkerne das eine derselben zum äquatorialen Ende werden. Ich will jedoch bemerken, dass von GUIGNARD (V), der neuerdings zahlreiche Fälle in dieser Richtung untersucht hat, das Vorhandensein dieses Theilungsmodus in Zweifel gezogen wird.

Bevor ich die chromatische Figur verlasse, mögen hier endlich noch einige Bemerkungen über die feinere Struktur des Kernfadens während der Karyokinese Platz finden. Bei der relativ grossen Dicke desselben kann es nicht auffallen, dass dieselbe hier in den meisten Fällen deutlicher hervortritt als am Kerngerüst des ruhenden Kernes. So hat denn auch BARANETZKY (II, 284) bereits im Jahre 1880 an den Pollenmutterzellen von *Tradescantia* selbst am lebenden Material eine feinere Struktur des Kernfadens während der Karyokinese beobachtet. Der genannte Autor nahm jedoch einen spiraligen Verlauf der dichteren Substanz im Kernfaden an, während alle neueren Beobachter darüber einig sind, dass im Kernfaden ebenso wie im Kerngerüst tinctionsfähige Kügelchen (Chromatinkugeln) einer nicht tinctionsfähigen Grundmasse eingebettet sind.

Von Interesse ist es, dass, wie PFITZNER (I) zuerst nachgewiesen hat und neuerdings von verschiedenen Autoren bestätigt ist, die Chromatinkugeln im Kernfaden zuerst in einer Reihe angeordnet sind, aber schon vor der geringsten Andeutung einer Längsspaltung der Fadensegmente zwei Reihen bilden. Es deutet dies auch auf das Bestimmteste darauf hin, dass wir es bei der genannten Erscheinung nicht mit einem Kunstprodukte, etwa einer durch die Reagentien hervorgebrachten Gerinnungserscheinung, zu thun haben.

Die feinere Struktur der Fadensegmente soll nach den neuesten Untersuchungen GUIGNARD's (V) in späteren Stadien der Karyokinese nicht mehr nachweisbar sein, und zwar soll das Unsichtbarwerden derselben mit dem Verschwinden der Nucleolen zeitlich zusammenfallen; ebenso soll die feinere Struktur im Kernfaden der Tochterkerne erst nach der Regeneration der Nucleolen sichtbar werden.

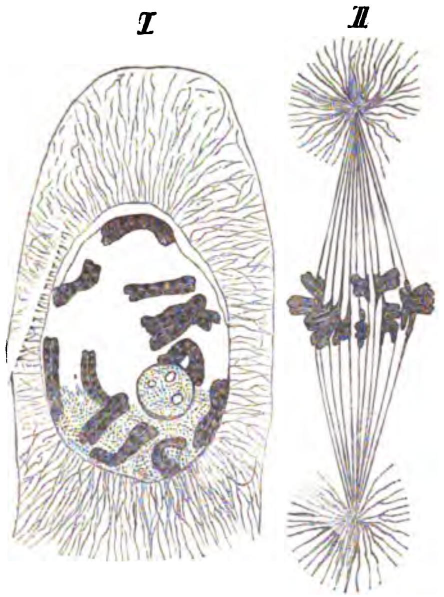
Bezüglich der achromatischen Figur mag zunächst bemerkt werden, dass die Zahl der Spindelfasern nach den Untersuchungen von GUIGNARD (V, 324) in den Fällen, wo dieselben in genügender Mächtigkeit ausgebildet sind, um eine Entscheidung in dieser Hinsicht zu ermöglichen, mit der der Fadensegmente der chromatischen Figur übereinstimmen soll. Es ist dies insofern von Interesse, als natürlich nur so ein regelmässiges Gleiten der Segmenthälften längs der Spindelfasern stattfinden kann.

GUIGNARD konnte sich an den zur Beobachtung günstigsten Objecten auch mit voller Sicherheit davon überzeugen, dass die Spindelfasern schon in der Sternform ohne Unterbrechung von Pol zu Pol gehen, während andere Autoren behauptet haben, dass dieselben nur von einem der Pole bis zur Aequatorialebene reichten.

Noch nicht vollkommen sichergestellt ist die Frage nach der Entstehung der achromatischen Figur, namentlich ob dieselbe aus dem Cytoplasma oder der Kernsubstanz hervorgeht. Nach den an pflanzlichen Objecten gemachten Beobachtungen ist es jedoch wahrscheinlich, dass die Spindelfasern aus dem Cytoplasma entstehen. Hierfür sprechen namentlich die Beobachtungen GUIGNARD's und STRASBURGER's, dass an pflanzlichen Kernen die Spindelfasern stets erst nach der Resorption der Kernmembran auftreten sollen und dass sich vor Auflösung der Kernmembran in vielen Fällen selbst mit Hilfe der verschiedensten Tinctionsmittel ausser dem Kernfaden keine weiteren differenzirten Gebilde im Kern nachweisen lassen.

Schliesslich lässt sich zu Gunsten obiger Ansicht auch die Beobachtung anführen, dass die Spindelfasern auch nach der fertigen Ausbildung der Tochterkerne erhalten bleiben, ja häufig noch bedeutend an Mächtigkeit zunehmen. Die Spindelfasern spielen ja bei der Bildung der Cellulosemembran eine gewisse Rolle. Wie wir bei der Besprechung der Membranbildung noch näher sehen werden, können sogar zwischen den fertig ausgebildeten Tochterkernen noch ganz neue den Spindelfasern höchst wahrscheinlich analoge Gebilde im Cytoplasma auftreten, die man jedoch gewöhnlich als Verbindungsfäden bezeichnet.

Zur weiteren Illustration der während der Karyokinese im Cytoplasma auftretenden Differenzirungen mögen die nach GUIGNARD (V) copirten Figuren 8, I und II, dienen. Aus Figur 8, I, ist ersichtlich, dass die Strahlen des Cytoplasmas auch zunächst auf ein gemeinsames Centrum hin gerichtet sein können. Erst später strahlen sie nach zwei Punkten hin und zwar nach den Polen der achromatischen Kernspindel (cf. Fig. 8, II). Dieser polare Gegensatz im Cytoplasma kann jedoch wie STRASBURGER (III, 285) zuerst im Embryosack von *Galanthus nivalis* beobachtete, schon während des Spirems, also zu einer Zeit, wo der Kernfaden noch keine Polarität zeigt, hervortreten.



(B. 544.) Fig. 8.

Lilium candidum. I. Scheitel des Embryosackes. II Theilungsstadium des primären Embryosackkernes (750). (Nach GUIGNARD).

Eine noch nicht mit voller Sicherheit zu entscheidende Frage bildet endlich das Verbleiben der Nucleolus-Substanz während der Karyokinese. Nur soviel ist sichergestellt, dass die Nucleolen während der indirekten Kerntheilung stets unsichtbar werden.

Nach den Untersuchungen von STRASBURGER (III) soll in den Pollenmutterzellen der Phanerogamen und den entsprechenden Zellen der Pteridophyten während der ersten Zweitheilung ein stark lichtbrechender Körper auftreten, der sich von den Nucleolen namentlich durch abweichendes Verhalten gegen Tinctionsmittel unterscheiden soll und von dem genannten Autor neuerdings als Paranucleolus bezeichnet wird. Schon ZACHARIAS (IV) hat jedoch verschiedene Gründe dafür angeführt, dass der Paranucleolus STRASBURGER's als der im Schwinden begriffene Nucleolus aufzufassen sei. Neuerdings hat auch GUIGNARD (V, 350) dieselbe Ansicht vertheidigt.

Ganz ähnliche Resultate, wie die an höheren Pflanzen angestellten Beobachtungen, haben nun auch die Untersuchungen von höheren Thieren ergeben. Die Abweichungen zwischen thierischer und pflanzlicher Karyokinese sind sogar in manchen Fällen unbedeutender als diejenigen, welche an verschiedenen Pflanzen oder selbst an verschiedenen Organen derselben Pflanzen beobachtet werden. So haben z. B. die karyokinetischen Figuren in der Salamanderlarve (cf. FLEMMING, I) mit denen im Embryosack von *Fritillaria imperialis* jedenfalls eine grössere Aehnlichkeit, als diejenigen, die in den Pollenmutterzellen der genannten Pflanze beobachtet werden. So sind denn auch verschiedene Details der Karyokinese erst, nachdem sie an thierischen Objecten bereits mit voller Sicherheit constatirt waren, auch in pflanzlichen Zellen aufgefunden; ich erinnere in dieser Beziehung nur an die Längsspaltung der Fadensegmente, die, wie bereits bemerkt wurde, von FLEMMING zuerst an thierischen Objecten beobachtet wurde, und erst später von dem genannten und anderen Autoren auch für die pflanzlichen Kerne nachgewiesen wurde.

Es mögen nun im Folgenden noch einmal kurz die wichtigsten Momente der Karyokinese, die in allen Zellen der höheren Thiere und Pflanzen aufzutreten scheinen, zusammengestellt werden.

Was zunächst die chromatische Figur anlangt, so beginnt bei dieser die Karyokinese mit der Bildung des relativ dicken knäuelartig gewundenen Kernfadens aus dem feinen Netzgerüst des ruhenden Kernes. Dieser wird dann segmentirt und die Fadensegmente wandern alsbald nach dem Aequator zu. Die Segmente werden darauf in der Längsrichtung gespalten und die dadurch entstandenen Segmenthälften rücken von dem Aequator aus nach den beiden Polen zu auseinander, dort bilden sie dann die Sternform der Tochterkerne, in der sie mit den freien Enden nach dem Aequator hin gerichtet sind. Alsbald werden die freien Enden aber eingezogen und verschmelzen mit einander, so dass wieder ein einziger wellenförmig gewundener Faden gebildet wird, aus dem schliesslich wieder das Kerngerüst des ruhenden Tochterkernes hervorgeht.

Von Flemming wurde zuerst darauf hingewiesen, dass in den letzten Phasen eine gewisse rückläufige Wiederholung der ersten Phasen stattfindet; zur Veranschaulichung hiervon kann das folgende von dem genannten Autor aufgestellte Schema der Karyokinese dienen.

1. Gerüst des ruhenden Kernes.	7. Gerüst des ruhenden Tochterkernes. ↑
2. Knäuel (Spirem).	6. Knäuel (Dispirem).
↓ 3. Stern (Aster).	5. Stern (Dyaster).

→ 4. Metakinese. →

Ausserdem ist auch das Verschwinden der Nucleolen und der Kernmembran eine bei der typischen Karyokinese ganz allgemein auftretende Erscheinung. Dasselbe gilt endlich auch von dem Auftreten von achromatischen Spindelfasern, wenngleich diese in pflanzlichen Objecten meist mächtiger entwickelt sind als in thierischen.

Endlich mag noch hervorgehoben werden, dass in einigen Ausnahmefällen bei der Karyokinese eine gleichzeitige Theilung in 3 oder 4 Tochterkerne beobachtet ist, so von Soltwedel (I, 361) im Embryosack von *Leucojum vernum* und *Ornithogalum nutans*. Aehnliche Fälle werden auch von Strasburgfr (VI, 23) angeführt. Es kann jedoch keinem Zweifel unterliegen, dass diese Kerntheilungsvorgänge mehr als Abnormitäten anzusehen sind. Da sie im Uebrigen in ganz gleicher Weise zu verlaufen scheinen, als die normale Zweitheilung, haben wir nicht nöthig, dieselben hier eingehender zu berücksichtigen.

B. Indirekte Kerntheilung bei den Thallophyten.

Nach den zur Zeit vorliegenden Untersuchungen kann bereits soviel als sichergestellt gelten, dass der karyokinetische Theilungsvorgang jedenfalls auch unter den Thallophyten eine grosse Verbreitung besitzt. So ist es für *Spirogyra* schon seit längerer Zeit bekannt, dass während der Theilung sich im Kern tiefgreifende Metamorphosen abspielen und namentlich in den letzten Jahren haben verschiedene Autoren an andern Thallophyten karyokinetische Figuren beobachtet. So beschreibt Strasburger die indirekte Kerntheilung von *Oedogonium*, *Cladophora*, *Sphacelaria*, *Chara* (VI) und *Trichia fallax* (XI), ferner Berthold (III) die von verschiedenen *Siphoneen*, namentlich *Codium*, J. Behrens (I, 97) die von *Fucus*, Fisch (I) die von *Ascomyces*, Eidam (I) die von *Basidiobolus*. Endlich hat neuerdings auch Rosenvinge (I) einige Abbildungen publicirt, die auch für die *Hymenomyceten* eine Vermehrung der Kerne durch indirekte Theilung wahrscheinlich machen.

Wenn man bedenkt, wie klein die Kerne bei den meisten Thallophyten sind und welche Schwierigkeiten ausserdem noch einer sicheren Beobachtung der karyokinetischen Figuren entgegenstehen, so wird man nach den obigen Angaben nicht bezweifeln können, dass karyokinetische Kerntheilung noch bei vielen anderen Thallophyten anzutreffen sein wird. Ob sie hier allerdings in gleicher Weise wie bei den Cormophyten überwiegt und namentlich auch hier in den jugendlichen Zellen als einziger Theilungsmodus anzusehen ist, lässt sich zur Zeit noch nicht entscheiden.

Namentlich die Kleinheit der in Frage kommenden Figuren verhindert aber auch eine sichere Entscheidung der Frage, ob die bei den Thallophyten vorkommende Karyokinese in allen Fällen in derselben Weise verläuft, wie bei den höheren Gewächsen und ob speciell alle die Momente, die im Obigen als typisch für die Karyokinese der höheren Pflanzen und Thiere bezeichnet wurden, auch bei der Kerntheilung der Thallophyten wiederkehren. Nur soviel lässt sich zur Zeit behaupten, dass nach den vorliegenden Untersuchungen die Annahme einer solchen Identität der karyokinetischen Vorgänge sehr wohl möglich erscheint, dass unzweifelhafte Beobachtungen, die mit derselben im Widerspruch stünden, nicht vorliegen, dass vielmehr in den allermeisten Fällen die karyokinetischen Figuren bei den Thallophyten die grösste Aehnlichkeit mit denen der höheren Gewächse erkennen lassen. Auf der anderen Seite lässt sich allerdings auch die Möglichkeit, ja sogar wohl die Wahrscheinlichkeit nicht bestreiten, dass bei den niedersten Thallophyten ein einfacherer Theilungsmodus der Zellkerne beobachtet werden möchte.

Was nun zunächst die Kerntheilung von *Spirogyra* anlangt, die zur Zeit am genauesten untersucht ist und auch wohl unter den Tallophyten zu den günstigsten Beobachtungsobjekten gehört, so ist durch die Untersuchungen von FLEMMING (I, 316) und STRASBURGER (III) festgestellt worden, dass auch hier stets zunächst eine fädige chromatische Figur entsteht, dass die Segmente derselben nach dem Aequator hinwandern, dann nach den Polen zu auseinanderweichen und schliesslich in das Netzgerüst der Tochterkerne übergehen. Ueber die genaue Gestalt und feinere Structur der chromatischen Gebilde, die bei *Spirogyra* ganz besonders zart und zahlreich sind, lässt sich jedoch nichts Sicheres feststellen; ebenso muss natürlich auch die Frage unentschieden bleiben, ob bei *Spirogyra* eine Längsspaltung der Fadensegmente eintritt. Für die achromatische Figur lässt sich jedoch bei *Spirogyra* ein gleiches Verhalten mit dem der höheren Gewächse nachweisen.

Ebenso gelang es nun auch für die meisten der oben genannten Fälle die Ansammlung der chromatischen Substanz am Aequator, das Auseinanderweichen derselben nach den Polen zu und das Vorhandensein der achromatischen Spindelfasern zu constatiren. Die Pilze scheinen nach den Untersuchungen von STRASBURGER und FISCH gerade im Gegensatz zu *Spirogyra* durch die geringe Anzahl und Kürze der Fadensegmente ausgezeichnet zu sein.

Abweichend von den höheren Gewächsen und den übrigen Tallophyten verhält sich nur, nach den Beobachtungen von EIDAM (I, 222) der von diesem Autor entdeckte *Basidiobolus*. In diesem sollen bei der Zygosporenbildung Kerntheilungen erfolgen, bei denen in einem Stadium die chromatische Substanz in 4 Ebenen angesammelt ist. Es scheinen mir jedoch diese Beobachtungen noch der Bestätigung bedürftig.

In den obigen Erörterungen wurde absichtlich nur auf die Morphologie der Kerntheilung eingegangen, es haben nun allerdings auch bereits einige Forscher es versucht über die Funktion und Mechanik der Karyokinese Hypothesen aufzustellen. Es scheint mir jedoch nicht geboten auf diese Probleme, die zur Zeit einer exacten Lösung noch gänzlich unfähig sind, näher einzugehen. Erwähnen will ich nur die von ROUX (I) aufgestellte Hypothese, nach welcher die indirekte Kerntheilung bei der Uebertragung der erblichen Eigenthümlichkeiten von Zelle zu Zelle eine wichtige Rolle spielen soll. Der genannte Autor betrachtet nämlich die Chromatinkugeln des Kernfadens als Träger der verschiedenen erblichen Qualitäten und sieht den Hauptzweck der Karyokinese darin, die Chromatinkugeln zu halbiren und jedem Tochterkerne eine Hälfte derselben zuzuführen.

3. Kernverschmelzung.

Eine Verschmelzung der Zellkerne findet sich als normaler Vorgang wohl nur in den Organen der sexuellen Fortpflanzung. Einen der einfachsten Fälle bildet in dieser Beziehung die Zygosporenbildung der *Spirogyren*. Von SCHMITZ (VI, 23) wurde nun der Nachweis geliefert, dass während dieses Prozesses die Kerne der beiden conjugirenden Zellen keineswegs verschwinden, wie man früher annahm, sondern sich zu einem Kerne vereinigen, der auch in der reifen Zygospore noch nachweisbar ist. Ebenso ist es nach den Beobachtungen von I. BEHRENS (I) sehr wahrscheinlich, dass bei *Fucus vesiculosus* der Kern des Spermatozoids mit dem der Eizelle verschmilzt. Für *Pythium* hat ferner FISCH (II) die Vereinigung des aus der Antheridialzelle stammenden Kernes mit dem Kerne der Oosphäre aus der Vergleichung fixirter und tingirter Präparate erschlossen. Nach den Untersuchungen von STRASBURGER (V, 49) findet nun aber eine Verschmelzung der Kerne auch bei dem Sexualacte aller Panerogamen statt. Es soll nach diesen der aus der grösseren Zelle des Pollenkorns stammende Kern vom Pollenschlauch aus in die Eizelle eindringen und mit dem in dieser Zelle enthaltenen Kerne verschmelzen.

Abgesehen von dem eigentlichen Geschlechtsakt scheint übrigens auch noch Kernverschmelzung in den weiblichen Organen vor der Befruchtung nicht selten vorzukommen. Dieselbe wurde schon von SCHMITZ (VI, 5) für *Vaucheria* wahrscheinlich gemacht; es sollen nämlich nach den Angaben dieses Autors in der Oosphäre zunächst zahlreiche kleine Kerne, schliesslich aber wahrscheinlich nur ein grosser Kern vorhanden sein. Später hat STRASBURGER (VI, 61) die Verschmelzung zahlreicher Kerne in der Oosphäre von *Saprolegnia*, FISCH (II, 150) ein Gleiches in der von *Pythium* nachgewiesen.

Ferner entsteht bekanntlich der sogenannte secundäre Embryosackkern, aus dem später durch wiederholte Zweitheilung die Endospermzellen hervorgehen, durch Verschmelzung zweier Kerne, die von den beiden Enden des Embryosackes aus sich auf einander zu bewegen.

Endlich hat STRASBURGER (VI, 23) auch in den Endospermzellen von *Corydalis cava* Kernverschmelzung beobachtet. Hier sollen nämlich bei der Membranbildung im Endosperm stets mehrere Zellkerne von einer Membran umgrenzt sein, diese sollen sich sogar noch weiter theilen können, schliesslich aber stets zu einem Kerne in jeder Zelle verschmelzen. Diese Beobachtungen STRASBURGER's wurden später von SOLTWEDEL (I, 374) bestätigt. Der letztgenannte Autor hat im Endosperm von *Leucojum vernum* sogar Bilder beobachtet, die auf eine Verschmelzung der Kerne während der Karyokinese hindeuten.

Ueber die Art und Weise der Kernverschmelzung lässt sich wenig sagen; dieselbe geschieht, soweit die vorliegenden Untersuchungen in dieser Beziehung ein Urtheil erlauben, stets in der denkbar einfachsten Weise und ohne Bildung irgendwelcher Differenzirungen im Kern.

Kapitel 7.

Die Chromatophoren.

Allgemeines.

Unter dem Ausdruck Chromatophoren werden neuerdings 3 verschiedene Gruppen von plasmatischen Gebilden zusammengefasst, die entweder selbst Träger von Farbstoffen sind oder doch aus solchen sich bilden und wieder in Farbstoffträger sich zu verwandeln vermögen.

Es sind dies die grüngefärbten Chlorophyllkörper, die bunt gefärbten Farbstoffkörper, die sich namentlich in zahlreichen Blüthen und Früchten vorfinden, und die farblosen Chromatophoren, die nach ihrer Entdeckung zuerst als Stärkebildner bezeichnet wurden.

Alle diese Gebilde, die auf den ersten Blick sehr verschiedener Natur zu sein scheinen, sind dadurch ausgezeichnet, dass sie wie der Zellkern sich nur in lebenden Zellen finden und stets dem Cytoplasma eingebettet sind. Ihre Zusammenstellung wird aber erst dadurch gerechtfertigt, dass sie auf der einen Seite eine grosse Uebereinstimmung in ihrer feineren Structur und auch namentlich bezüglich der in ihnen gebildeten Stoffe zeigen, und dass sie auf der anderen Seite in genetischem Zusammenhange stehen und in mannigfacher Weise in einander übergehen können.

So scheint es denn auch zweckmässig für die genannten 3 Gruppen der Chromatophoren eine einheitliche Bezeichnungsweise anzuwenden und ich habe mich in dieser Beziehung der von Strasburger und Schimper herrührenden Terminologie angeschlossen. Nach dieser werden die chlorophyllhaltigen Chromatophoren als Chloroplasten, die anders als grün gefärbten als Chromoplasten, die farblosen als Leukoplasten bezeichnet.

Unter der Gruppe der Chloroplasten mögen jedoch der gleichen Function halber auch die Chromatophoren der nicht grünen Algen (Florideen, Phaeophyceen, etc.) mit inbegriffen werden, wenn es auch noch nicht für alle völlig sichergestellt ist, ob dieselben wirklich chlorophyllhaltig sind. Sollte dies nicht der Fall sein, scheint es mir am zweckmässigsten sie mit Schimper als Phaeoplasten und Rhodoplasten zu bezeichnen.

Ausserdem sind übrigens in neuerer Zeit noch sehr verschiedene Ausdrücke zur Bezeichnung der einzelnen Gruppen der Chromatophoren von verschiedenen Autoren angewandt. Um das Verständniss der einschlägigen Literatur zu erleichtern, will ich an dieser Stelle diejenigen Ausdrücke, die nicht ohne Weiteres verständlich sind, kurz anführen. So gebraucht zunächst A. Meyer für Chloroplasten (incl. Phaeoplasten und Rhodoplasten): Autoplasten, für Leukoplasten Anaplasten; der genannte Autor bezeichnet ferner die Chromatophoren zusammen als Trophoplasten; für letztere brauchte Schimper früher den Ausdruck Plastiden; van Tieghem dagegen bezeichnete neuerdings die Chromatophoren und Aleuronkörner zusammen als Leuciten und unterscheidet Chloroleuciten, Chromoleuciten und Xantholeuciten. (cf. ferner Schmitz, X, 148.)

1. Die Chloroplasten.

Die Chloroplasten sind nach unserer obigen Definition durch den Gehalt des grünen Chlorophyllfarbstoffes charakterisirt. Während man früher annahm, dass vielfach auch ungeformte Plasmamassen von dem Chlorophyll tingirt sein könnten, haben die neueren Untersuchungen von Schmitz (V, VIII), Schimper (I—III), Dehnecke (I) und Meyer (I) ergeben, dass jedenfalls bei allen höheren Pflanzen das Chlorophyll stets nur innerhalb der Chloroplasten, die sich jederzeit scharf gegen das Cytoplasma abgrenzen, vorkommt, und dass die abweichenden Beobachtungen älterer Autoren namentlich darauf beruhten, dass diese die leichte Zersetzungsfähigkeit der Chloroplasten nicht genügend berücksichtigten.

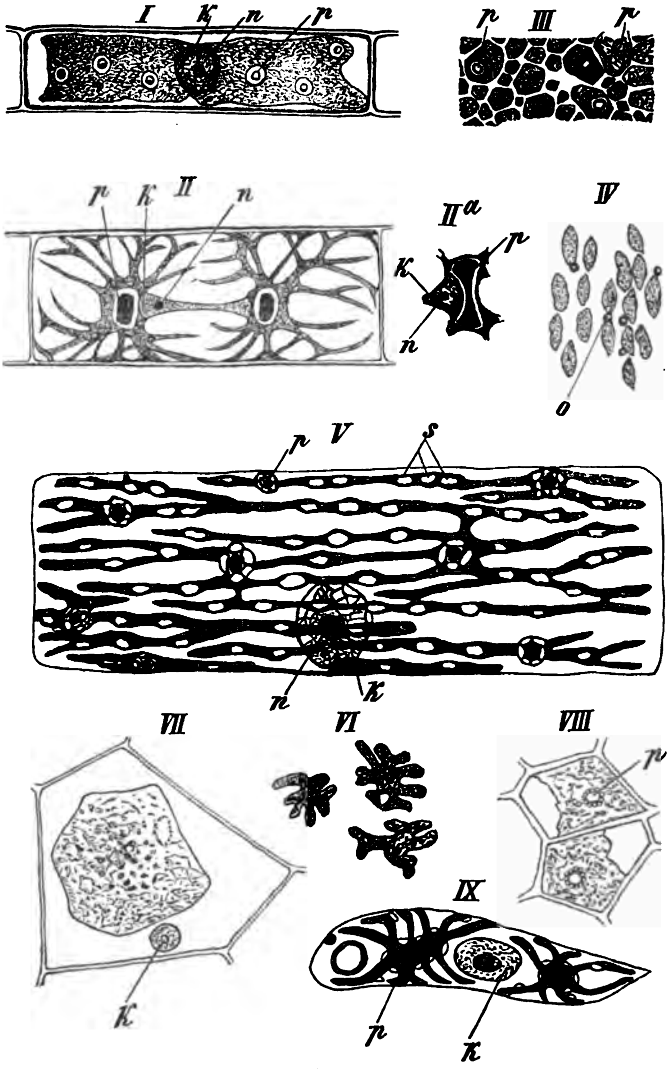
Eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung nur die *Phycochromaceen*, bei denen die Ausbildung von Chromatophoren in den meisten Fällen wenigstens noch ganz zu unterbleiben und das Pigment den gesammten Plasmakörper gleichmässig zu durchdringen scheint. Es gewinnt diese Thatsache an Interesse, wenn man berücksichtigt, dass in den Zellen der Phycochromaceen ebenfalls Zellkerne, wenn überhaupt, jedenfalls nur ganz ausnahmsweise vorkommen. Es mag jedoch hervorgehoben werden, dass in der neuesten Zeit verschiedene Autoren (cf. LAGERHEIM I und HANSGIRG I) auch bei einigen Phycochromaceen Chloroplasten beobachtet haben, so dass der zuerst von SCHMITZ (VIII, 9) aufgestellte Satz, dass bei der genannten Algen-Klasse die Differenzirung in Zellkern und Chromatophoren gänzlich fehlt, keine allgemeine Giltigkeit mehr hat.

Was nun die Verbreitung der Chloroplasten im Gewächsreich anlangt, so ist bekanntlich nur die grosse Klasse der Pilze durch gänzlichen Mangel an Chloroplasten ausgezeichnet; dieselben fehlen ferner unter den Blüthenpflanzen manchen Schmarotzergewächsen und sind bei andern wie *Cuscuta* in so geringen Mengen vorhanden, dass das Vorkommen in diesen zum Theil erst in jüngster Zeit nachgewiesen wurde (cf. TEMME I).

Da ferner die Bildung sowohl wie das Functioniren des Chlorophylls bekanntlich im Allgemeinen an das Vorhandensein von Licht gebunden ist, so ist es erklärlich, dass auch bei den sonst Chloroplasten führenden Pflanzen alle unterirdischen oder sonstwie gegen das Licht abgeschlossenen Organe der genannten Gebilde entbehren. Uebrigens sind auch zahlreiche dem vollen Tageslichte ausgesetzte lebensthätige Zellen frei von Chloroplasten, wie vor Allem die Epidermis der meisten Landpflanzen. Es besteht in dem genannten Falle sogar, wie STÖHR (I) gezeigt hat, eine derartige Beziehung zwischen Beleuchtung und dem Gehalt an Chloroplasten, dass diese um so mehr verschwinden, je intensiver die Beleuchtung ist. Da sich nun ferner bei dem Fehlen von Chloroplasten, wie wir alsbald noch näher sehen werden, stets Leukoplasten in der Epidermis befinden, so ist hier also die Grundlage zur Bildung der Chloroplasten vorhanden und wir sind zur Zeit nicht im Stande die Gründe anzugeben, welche die Umwandlung der Leukoplasten in Chloroplasten verhindern; dass die allzu intensive Beleuchtung allein zur Erklärung dieses Verhaltens nicht ausreicht, wurde bereits von HABERLANDT (cf. SCHENK's Handbuch, Bd. II, pag. 578) in ausreichender Weise gezeigt, so dass ich in dieser Beziehung auf die Erörterungen dieses Autors verweisen kann.

Die Gestalt der Chloroplasten ist bei den *Phanerogamen* und *Pteridophyten* nur geringen Schwankungen unterlegen. Sie bilden hier stets mehr oder weniger flache Scheibchen, mit kreisrundem oder mehr ovalem Querschnitt. Nur wenn dieselben sehr dicht in einer Zelle liegen, können sie durch Abplattung mehr polyedrisch werden. Endlich können auch grössere feste Einschlüsse, wie Stärkekörner geringe Gestaltsveränderungen derselben veranlassen. Ebenso verhalten sich nun auch die *Bryophyten* mit alleiniger Ausnahme einer kleinen Gruppe der Lebermoose, der *Anthoceroten*, die in jeder Zelle nur einen grossen Chloroplasten enthalten, der mit den Chloroplasten verschiedener Algen, wie z. B. *Ulva* (Fig. 9, VIII) eine grosse Aehnlichkeit hat (cf. HOFMEISTER I, 364 und SCHIMPER III, 45).

Demgegenüber herrscht nun bei den Algen eine so grosse Mannigfaltigkeit bezüglich der Gestaltung der Chloroplasten, dass es die gebotenen Grenzen weit überschreiten würde, wenn ich alle hier vorkommenden Formen aufzählen wollte. Es mag jedoch vor allem darauf hingewiesen werden, dass, wie neuerdings von Schimper (III, 3) hervorgehoben wurde, insofern eine gewisse Beziehung zwischen der systematischen Stellung und dem Bau der Chloroplasten besteht, dass in allen Algengruppen die einfachsten Formen grosse in Einzahl in jeder Zelle vorhandene Chloroplasten besitzen, während bei den höher stehenden Formen die Zahl der in jeder Zelle enthaltenen Chloroplasten zunimmt und ihre Gestalt sich immer mehr der bei den höheren Gewächsen zur Regel gewordenen Scheibenform nähert.



(B. 545.) Fig. 9.

I Zelle von *Mesocarpus* sp. (365). II Zelle von *Zygnema*, IIa Mittelstück des Chromatophors, nach einem Pikrinsäure-Fuchsin-Präparate (365). III Chloroplasten von *Cladophora* sp. (540). IV Chloroplasten von *Vaucheria* sp., o Oeltropfen (530). V *Oedogonium* sp., nach Schmitz (800). VI Chromatophoren von *Podosira Montagnei*, nach Schmitz (800). VII Zelle von der Unterseite des Thallus von *Anthoceros laevis*, nach Schimper (Zeiss, I, 1/18). VIII Zelle von *Ulva bullosa*, nach Schimper. IX *Euglena oxyuris*, nach Schmitz. — p Pyrenoid, K Zellkern, n Nucleolus, s Stärkekörner.

Der Formenreichthum der Chloroplasten wird nun dadurch noch erhöht, dass sogar in ein und derselben Pflanze die Chloroplasten eine sehr verschiedene Gestalt annehmen können; es ist dies jedoch nur dann der Fall, wenn auch die einzelnen Zellen ein und desselben Individuums eine verschiedenartige Ausbildung erfahren, wie dies z. B. in dem vielzelligen Thallus vieler Florideen vorkommt. Innerhalb ein und derselben Art ist hingegen der Formenkreis der Chloroplasten stets derselbe und es kommen individuelle Schwankungen in dieser Beziehung nicht vor, so dass, wie neuerdings namentlich von SCHMITZ (X, 21) hervorgehoben und auch bereits an einigen Beispielen erläutert wurde, die Gestalt der Chloroplasten als geeignetes Mittel zur systematischen Begrenzung der Gattungen und Arten in Anwendung gebracht werden kann.

Um nun die bei den Algen vorhandene Mannigfaltigkeit in der Gestaltung der Chloroplasten wenigstens einigermaassen illustriren zu können, habe ich in der beistehenden Fig. 9 einige der interessanteren Beispiele zusammengestellt.

Von diesen gleichen die in Fig. III und IV abgebildeten Chloroplasten denen der höheren Gewächse noch am meisten; es gilt dies besonders von den in Fig. IV dargestellten Chloroplasten von *Vaucheria*, während die Chloroplasten von *Cladophora* (Fig. III) bereits weit bedeutendere Grössenunterschiede zeigen, als bei den Cormophyten in ein und derselben Zelle beobachtet werden.

Ebenfalls noch relativ klein und scheibenförmig sind sodann die in Fig. VI nach Zeichnungen von SCHMITZ copirten Chloroplasten von *Podosira Montagnei;* diese sind jedoch bereits durch ihren ganz unregelmässigen sternförmig gelappten Umriss ganz wesentlich von den Chlorophyllkörpern der höheren Gewächse unterschieden.

Grosse in Einzahl in jeder Zelle enthaltene Chloroplasten finden sich sodann in den in Fig. I und Fig. VIII dargestellten Zellen von *Mesocarpus* und *Ulva*. Der Chloroplast der erstgenannten Alge bildet bekanntlich eine ebene Platte, die den Innenraum der Zelle durchsetzt und in zwei gleiche Hälften theilt, während der Chloroplast von *Ulva* (Fig. VIII), ähnlich wie der von *Anthoceros,* sich in dem der Zellmembran anliegenden Theile des Plasmakörpers befindet.

Die gleiche Stellung nehmen auch die in Fig. V abgebildeten Chloroplasten von *Oedogonium* ein, die aber nicht mehr eine ununterbrochene Platte bilden, sondern in zahlreiche, längsverlaufende Bänder gespalten sind, die zum Theil durch kurze Querbänder mit einander verbunden sind.

Zwei sternförmige Chloroplasten besitzt sodann die in Fig. IX abgebildete Zelle von *Euglena oxyuris;* dieselben werden aber an Zierlichkeit bei Weitem überragt durch die Chloroplasten dicker *Zygnema*-Arten, von denen in Fig. II eine Zelle abgebildet ist; in dieser sind ebenfalls zwei Chloroplasten vorhanden, die durch den etwas gestreckten Zellkern (K) mit einander in Verbindung stehen. Von dem dem Zellkern anliegenden Mittelstück eines jeden Chloroplasten gehen nun eine grosse Anzahl zum Theil verzweigter zarter Bänder aus, die das Lumen der Zelle durchsetzen und sich auch noch im plasmatischen Wandbeleg der Zelle ausdehnen.

Bezüglich der weiteren Details muss auf die Specialliteratur, speciell auf die Monographie von SCHMITZ (VII) und auf die SCHIMPER'sche Arbeit (III, 15 und 33) verwiesen werden. (cf. ferner PFITZER (II), OTTO MÜLLER (I), DE BARY (II), SCHMITZ (X), KLEBS (II).)

Die wichtigste Funktion der Chloroplasten bildet bekanntlich die Zerspaltung der Kohlensäure, ein Reduktionsprocess, für den das Licht die nöthige lebendige Kraft liefert. Dass in der That die Chloroplasten bei diesem Processe nicht nur indirekt betheiligt sind, geht namentlich aus den Versuchen von ENGELMANN (I, 447) hervor, der mit Hilfe der von ihm entdeckten Bacterienmethode den Nachweis liefern konnte, dass die Sauerstoffausscheidung chlorophyllhaltiger Pflanzentheile nur dann eintritt, wenn wirklich die Chloroplasten beleuchtet werden, nicht aber wenn nur das in derselben Zelle enthaltene Cytoplasma vom Licht getroffen wird.

Neuerdings hat jedoch namentlich DEHNECKE (I) das Vorkommen und die grosse Verbreitung von »nicht assimilirenden« Chloroplasten nachzuweisen gesucht, nachdem schon 1872 HANSTEIN ein Gleiches für die Chlorophyllkörper von *Chara fragilis* behauptet hatte. Der erstgenannte Autor rechnet hierher fast sämmtliche ausserhalb des eigentlichen Assimilationsgewebes vorkommenden Chloroplasten, so die aus dem Mark, den Holzzellen, der Stärkescheide, der inneren Rinde, den jungen Stengeltheilen, vielen Blüthentheilen etc. Dieselben zeichnen sich sämmtlich durch helle Färbung und durch die bedeutendere Grösse und geringere Anzahl der in ihnen enthaltenen Stärkekörner gegenüber den normalen Chloroplasten aus. Es sollen diese Stärkekörner nun nach DEHNECKE in allen Fällen aus von aussen zugeführten Kohlehydraten stammen und es soll eben die Umwandlung löslicher Kohlehydrate in transitorische oder Reservestärke die Funktion dieser Körper sein. Es kann nun allerdings nicht bezweifelt werden, dass in der That die Chloroplasten auch im Stande sind, die genannte Umbildung zu vermitteln, es geht dies namentlich aus Versuchen von JOSEPH BOEHM (I) hervor, der selbst auf Kosten von künstlich von aussen zugeführtem Zucker in abgeschnittenen entstärkten Stengelstücken und Blättern Stärkebildung eintreten sah, die, wie die mikroskopische Untersuchung zeigte, stets innerhalb der Chloroplasten erfolgt war. Auf der andern Seite ist aber ein exacter Beweis dafür, dass die sogenannten »nicht assimilirenden« Chloroplasten wirklich der Assimilation unfähig wären, nicht erbracht worden, und es scheint somit geboten, allen Chloroplasten sowohl die Fähigkeit der Kohlensäurezersetzung als auch die Fähigkeit der Stärkebildung aus bereits assimilirten Stoffen zuzuschreiben; während der erstere Process in den echten Assimilationsgeweben mehr in den Vordergrund tritt, wird derselbe mit der Abnahme der Beleuchtung und der Menge der zu Gebote stehenden Kohlensäure mehr zurücktreten.

Da wir nun schliesslich die in den Chloroplasten enthaltene Stärke auch während der normalen Entwicklung aus denselben wieder verschwinden sehen, ohne dass sie aus diesen herausträte, so müssen die Chloroplasten ferner auch die Verwandlung der Stärke in lösliche Verbindungen bewirken können, eine Umwandlung, die nach den Untersuchungen von BARANETZKY (I) höchst wahrscheinlich auch in den Blättern durch Diastase oder ein der Diastase ähnliches Ferment bewirkt wird.

Bevor wir nun die Chloroplasten verlassen, müssen wir noch eines Organs Erwähnung thun, das in zahlreichen Fällen innerhalb derselben auftritt und mit der Stärkebildung in irgend welcher Beziehung zu stehen scheint. So war es schon vor längerer Zeit verschiedenen Autoren aufgefallen, dass bei zahlreichen Algen, wie z. B. *Spirogyra* und *Mesocarpus* die Vertheilung der Stärkekörner innerhalb der Chloroplasten eine sehr ungleiche ist, dass dieselben meist um bestimmte Punkte in grosser Menge angehäuft sind, während sie in der übrigen Masse des Chromatophors entweder ganz fehlen oder doch in bedeutend geringerer Menge vorhanden sind. Man bezeichnete diese Bildungscentren der Stärke als Stärkeheerde oder Amylumkerne, während man neuerdings vorwiegend die von SCHMITZ vorgeschlagene Bezeichnung Pyrenoide[1]) für dieselben anwendet. Die Pyrenoide bestehen nämlich keineswegs lediglich aus einem massiven Klumpen von Stärkekörnern, vielmehr nehmen diese nur einen hohlkugelförmigen Raum in denselben ein, der einen Kern von abweichender Beschaffenheit umgiebt; in lebhaft wachsenden oder wenig assimilirenden Individuen können sogar die Pyrenoide ganz frei von einer solchen Stärkehülle sein. Man bezeichnet dieselben im letzteren Falle wohl als »nackte« Pyrenoide im Gegensatz zu den »beschalten«.

---

[1]) Es stammt diese Bezeichnung von πυρὴν, Kern, »weil sie gleichsam die Kerne der Chromatophoren darzustellen scheinen«.

Was nun zunächst die Verbreitung der Pyrenoide anlangt, so fehlen sie den Cormophyten gänzlich mit alleiniger Ausnahme der *Anthoceroten* (cf. Schmitz VIII, 41), die ja, wie wir sahen, auch dadurch ausgezeichnet sind, dass sie nur einen grossen Chloroplasten in jeder Zelle enthalten. Unter den Algen fehlen sie einigen Familien gänzlich, wie z. B. den *Characeen* und *Phaeophyceen*. Auch unter den *Florideen* sind nur die *Bangiaceen* und *Nemalieen* durch den Besitz von Pyrenoiden ausgezeichnet. In anderen Familien besitzen sie wieder eine ganz allgemeine Verbreitung, so bei den *Zygnemaceen*, den *Desmidiaceen*. Von Interesse ist, dass dieselben keineswegs nur in grossen Chloroplasten beobachtet werden, vielmehr auch z. B. in den relativ kleinen Chloroplasten von *Cladophora* (cf. Fig. 9, III, pag. 542) angetroffen werden. Weitere Angaben über die Verbreitung der Pyrenoide hat Schmitz (VIII, 37 u. X, 114) zusammengestellt.

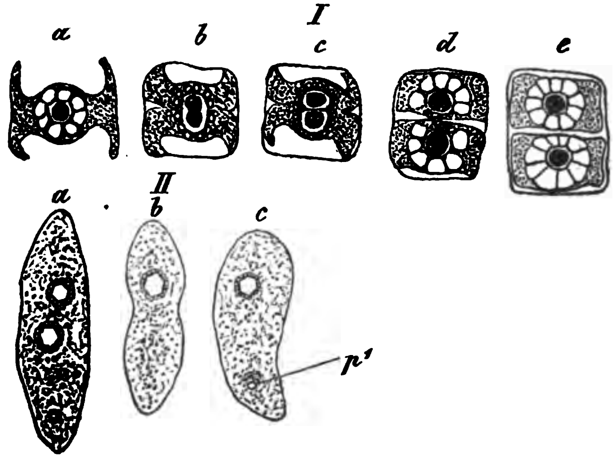
Ueber die stoffliche Zusammensetzung der nackten Pyrenoide und des von der Stärkehülle umgebenen Kernes der beschalten liegen neuere Untersuchungen von Zacharias (IV, 274) vor. Nach diesen bestehen dieselben jedenfalls in ihrer Hauptmasse aus echten Eiweissstoffen und sind ganz frei von Nucleinen, die Schmitz, gestützt auf das Verhalten der Pyrenoide gegen verschiedene Tinctionsmittel, als Hauptbestandtheil derselben angenommen hatte.

Die Pyrenoide würden somit der Zusammensetzung nach den Nucleolen am nächsten stehen und es ist ferner auch wahrscheinlich, dass sie in den meisten Fällen eine ähnliche Consistenz wie diese besitzen; wenigstens macht der abgerundete Umriss, den sie in den meisten Fällen besitzen, eine zähflüssige Beschaffenheit derselben wahrscheinlich. Hierfür sprechen namentlich auch Bilder, wie das in Fig. 9, IIa, abgebildete Pyrenoid von *Zygnema*, das höchstwahrscheinlich ein Theilungsstadium darstellt.

In anderen Fällen scheint jedoch die plasmatische Substanz des Pyrenoids auch Krystallform anzunehmen, wie dies schon von A. Meyer (II) auf Grund unzureichender und zum Theil unrichtiger Beobachtungen angenommen war, neuerdings aber von Schimper (III, 78) für einige Fälle sicher constatirt wurde. Der genannte Autor beobachtete namentlich an den in der Fig. 10, II, nach seinen Zeichnungen copirten Chloroplasten von *Bryopsis plumosa*, dass die Pyrenoide stets die Gestalt von regelmässigen sechseckigen Tafeln besitzen. Schimper führt dann auch noch einige weitere Algen an, bei denen er an den nackten Pyrenoiden eine gradlinige Begrenzung wahrgenommen hat; ob jedoch in zahlreichen Fällen die Pyrenoide durch Krystalloide gebildet werden, lässt sich zur Zeit noch nicht mit genügender Sicherheit entscheiden; die Fig. 9, IIa, zeigt aber jedenfalls zur Genüge, dass dies nicht bei allen Pyrenoiden der Fall sein kann.

Ueber die Vermehrungsweise der Pyrenoide liegen directe Beobachtungen, in denen am lebenden Material die Neubildung oder Theilung derselben nachgewiesen wäre, nicht vor. Aus der Combination der namentlich an fixirtem Material gewonnenen Beobachtungen lässt sich aber schon jetzt mit grosser Wahrscheinlichkeit der Schluss ziehen, dass sowohl Theilung der Pyrenoide als auch Neubildung derselben innerhalb der Chromatophorensubstanz stattfinden kann.

Erstere Art der Vermehrung hat namentlich Schmitz (VIII, 60) für zahlreiche Fälle beschrieben. Aus den Figuren 10, I, a—e, die nach Schmitz copirt sind und die Theilung der Chromatophoren von *Hyalotheca mucosa* darstellen, ist der Theilungsmodus der Pyrenoide ohne Weiteres ersichtlich.



(B. 546.) Fig. 10.

I a—e Chromatophor von *Hyalotheca mucosa*, die Theilung des Pyrenoids zeigend (800). Nach Schmitz. II a—c Chloroplasten von *Bryopsis plumosa*, die Neubildung der Pyrenoide zeigend. (I, 1/16.) (Nach Schimper.)

Eine Neubildung der Pyrenoide, die auch bereits von Schmitz für einige Fälle angenommen wurde, ist neuerdings von Schimper (III, 78) namentlich für *Bryopsis plumosa* sehr wahrscheinlich gemacht. Schimper beobachtete nämlich in den jugendlichen, noch in Theilung begriffenen Chloroplasten der genannten Alge (cf. Fig. 10, I b und c) ausser den grossen sechseckigen Pyrenoiden in anderen Parthien des Chromatophors eine Anhäufung von Stärkekörnern und ausserdem zum Theil sehr kleine, offenbar in Bildung begriffene Pyrenoide (cf. Fig. II, c, p¹).

Ueber die Funktion der Pyrenoide lässt sich zur Zeit noch keine irgendwie begründete Ansicht aussprechen. Denn wenn es auch immerhin wahrscheinlich erscheinen mag, dass dieselben mit der Stärkebildung in irgend einer Beziehung stehen, so fehlen doch alle experimentellen Anhaltspunkte, die über die Art und Weise dieser Beziehung Aufschluss geben könnten. Immerhin dürfte die die Pyrenoide in den meisten Fällen umgebende Stärkehülle vom rein morphologischen Standpunkte gegen eine Zusammenstellung derselben mit den in den Chromatophoren der höheren Gewächse auftretenden Proteinkrystalloiden, auf die wir alsbald zurückkommen werden, sprechen.

Bezüglich der Stärkehülle der Pyrenoide mag an dieser Stelle noch hervorgehoben werden, dass dieselben meist aus isolirten Körnchen besteht, dass diese Körnchen später aber in der Weise mit einander verwachsen können, dass sie eine vollständige Hohlkugel um das Pyrenoid bilden, deren Zusammensetzung aus verschiedenen Körnern selbst mit den besten optischen Hilfsmitteln nicht mehr nachgewiesen werden kann.

2. Die Leukoplasten.

Zu den Leukoplasten haben wir alle farblosen Chromatophoren zu rechnen, die, da sie vielfach mit der Bildung der Stärke in unleugbarer Beziehung stehen, auch wohl als Stärkebildner bezeichnet werden. Ihre Entdeckung geschah durch Crüger (I, 46), der dieselben schon 1854 in einigen Pflanzen beobachtet und auch bereits ganz richtig abgebildet hat. Erst A. W. Schimper (IV) war es vorbehalten, im Jahre 1880 die allgemeine Verbreitung der Leukoplasten nachzuweisen. Seine Angaben sind denn auch später theils durch weitere Untersuchungen desselben Autors, theils durch verschiedene andere Autoren bestätigt und ergänzt worden.

Die Leukoplasten konnten wohl hauptsächlich deswegen so lange übersehen werden, weil sie von grosser Unbeständigkeit sind und schon bei der geringsten Verletzung der Zellen zersetzt werden. Nach SCHIMPER geschieht nun die Untersuchung auf Leukoplasten am besten an lebendem Materiale, doch müssen die betreffenden Schnitte dick genug sein, um in der Mitte noch vollkommen unverletzte Zellen zu enthalten und muss ferner die Präparation und Beobachtung möglichst beschleunigt werden. Zur Fixirung empfiehlt der genannte Autor namentlich Jodwasser oder auch Alkohol und Pikrinsäure. Letztere beiden Reagentien erfordern eine nachherige Tinction, zu der Gentianaviolett mit Vortheil verwendet werden soll.

Hierzu möchte ich jedoch aus eigener Erfahrung bemerken, dass man sehr gute Tinctionen der Leukoplasten, wie überhaupt der Chromatophoren, durch Säure-Fuchsin erhält, wenn man die gut fixirten Objecte, nachdem sie einige Minuten in der concentrirten Farbstofflösung gelegen haben, eine Minute lang in einer concentrirten Lösung von Pikrinsäure in 50% Alkohol umschwenkt und dann mit 50—70% Alkohol auswäscht. Solche Präparate lassen sich auch sehr gut im Canadabalsam conserviren.[1])

Was nun die Gestalt der Leukoplasten anlangt, so zeigen dieselben ebensowenig wie die Chloroplasten der höheren Gewächse eine grosse Mannigfaltigkeit, sie sind meist kugelförmig; ausserdem findet sich in ihnen nicht selten eine spindelförmige Gestalt, die nach SCHIMPER (III, 69) höchstwahrscheinlich stets durch eingeschlossene Proteinkrystalloide bewirkt wird; ganz abweichend verhalten sich endlich die Leukoplasten in den Trichomen von *Peysonnellia squamaria,* die nach SCHIMPER (III, 62) fein fadenförmig sind.

Die Grösse der Leukoplasten schwankt zwar zwischen ziemlich weiten Grenzen; im Allgemeinen sind jedoch die Monokotylen und speciell die Orchideen durch bedeutendere Grösse der Leukoplasten ausgezeichnet, während die der Dicotylen meist sehr klein sind.

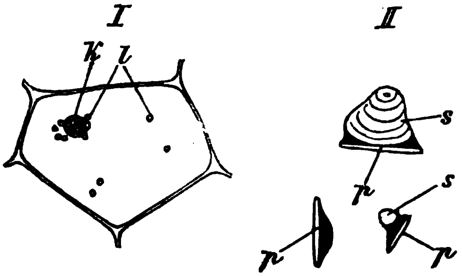
Bezüglich der Verbreitung der Leukoplasten muss zunächst hervorgehoben werden, dass dieselben bei den Algen nur ausnahmsweise vorzukommen scheinen (so bei *Chara* und verschiedenen *Florideen),* bei den Cormophyten dagegen in allen Familien anzutreffen sind. Der Funktion nach lassen sich bei diesen 3 verschiedene Arten des Vorkommens unterscheiden.

Zunächst finden sich Leukoplasten in denjenigen chlorophyllfreien Gewebesystemen, wo die löslichen Assimilationsprodukte in Reservestärke übergeführt werden; so sind dieselben namentlich in vielen stärkeführenden Knollen wie z. B. denen von *Phajus grandifolius* (cf. Fig. 11, II) leicht zu beobachten. Die kleinen Stärkekörner werden in diesen Fällen von den Leukoplasten meist ganz eingehüllt, während dieselben den grösseren excentrischen Körnern nur an einer

---

[1]) Diese Methode wurde zuerst von ALTMANN (I) bei thierischen Objecten angewandt und hat dieser Autor mit Hülfe derselben in den thierischen Zellen ganz eigenartige Körnchen nachgewiesen, die er für Analoga der pflanzlichen Chromatophoren hält und als »Granula« bezeichnet. Die ALTMANN'sche Methode weicht nur darin von der im Obigen geschilderten ab, dass er absoluten Alkohol zum Auswaschen der Pikrinsäure verwendete, der aber die Cellulosemembran nicht entfärbt, während dies bei dem obengenannten Gemisch von Alkohol und Wasser der Fall ist.

Seite aufsitzen und zwar stets an derjenigen Seite die vom Schichtencentrum abgekehrt ist. Welche physiologische Rolle übrigens der Stärkebildner bei der Stärkebildung spielt, ist noch nicht festgestellt (cf. darüber Nägeli, III, 422).



(B. 547.) Fig. 11.

I Epidermiszelle des Blattes von *Tradescantia discolor*, k Zellkern, l Leukoplasten (250). II Leukoplasten von *Phajusgrandifolius*. p Proteinkrystalloid, s Stärkekorn (530).

Zweitens sind die Leukoplasten sehr häufig anzutreffen in denjenigen Zellen, die noch im Jugendstadium oder erst im Beginn der Differenzirung stehen, so z. B. in den Zellen der Vegetationspunkte, der Meristeme, in der Eizelle, dem in der Entwicklung begriffenen Embryo etc. Hier dürften die Leukoplasten, wie wir noch später bei der Besprechung der Entwicklung der Chromatophoren näher sehen werden, besonders dadurch der Pflanze von Nutzen sein, dass sie die Grundlage bilden, aus der sich später die Chloro- und Chromoplasten entwickeln, und somit zur Erhaltung und Fortpflanzung der Chromatophoren dienen. Ausserdem stehen sie aber auch hier wohl stets mit der Bildung der transitorischen Stärke in Beziehung.

Endlich sind die Leukoplasten aber auch sehr verbreitet in der Epidermis der Phanerogamen. Sie bilden in dieser meist durch stärkere Lichtbrechung scharf hervortretende Kugeln, die namentlich in der unmittelbaren Umgebung des Zellkerns angehäuft sind, sich aber auch in den übrigen Theilen des Plasmakörpers finden (cf. Fig. 11, I, die eine Epidermiszelle des Blattes von *Tradescantia discolor* darstellt). Da nun in den Leukoplasten der Epidermiszellen in vielen Fällen nachweislich zu keiner Zeit Stärkebildung stattfindet und auch keine Umwandlung derselben in farbige Chromatophoren erfolgt, müssen wir annehmen, dass den Leukoplasten hier noch eine zur Zeit gänzlich unbekannte Funktion zukommt, wenn wir sie nicht für funktionslos gewordene Organe erklären wollen, wogegen vor Allem ihre allgemeine Verbreitung spricht.

3. Chromoplasten.

Als Chromoplasten bezeichnet man, wie bereits hervorgehoben wurde, die gelben, rothen und braunen Farbstoffkörper, die namentlich vielen buntgefärbten Theilen der Blüthen und Früchte ihre Farbe verleihen. Uebrigens ist das Vorkommen der Chromoplasten keineswegs auf die Theile der Blüthe und Frucht beschränkt, sie finden sich vielmehr, wenn auch nur selten, auch an rein vegetativen Organen, wie z. B. in der Möhre und in den fleischrothen fertilen Stengeln von *Equisetum arvense*.

Unter den niedrigen Gewächsen besitzen die Chromoplasten nur eine sehr beschränkte Verbreitung. Unter den *Algen* sind nur die Antheridien der *Characeen* durch den Besitz derselben ausgezeichnet. Bei den *Moosen* finden sie sich ebenfalls nur in den Antheridienwandungen; den *Pteridophyten* scheinen sie sogar mit Ausnahme des bereits angeführten Falles (der fertilen Stengel von *Equisetum arvense)* ganz zu fehlen. Unter den *Gymnospermen* besitzt z. B. *Taxus baccata* im Arillus rothe Chromoplasten und es ist bei diesen auch ausserdem noch in einigen Fällen das Vorkommen derselben constatirt worden, doch erst bei den *Angiospermen* ist die Verbreitung der Chromoplasten eine allgemeinere.

Es wird jedoch auch bei diesen keineswegs in allen buntgefärbten Pflanzentheilen die bunte Farbe durch Chromoplasten hervorgebracht. Vielmehr spielen in dieser Beziehung auch die im Zellsaft gelösten Farbstoffe eine ganz hervorragende Rolle, und zwar werden durch diese namentlich die rothen, blauen und violetten Farbentöne bewirkt, während die gelben und orangegelben Pflanzentheile im Allgemeinen den Chromoplasten ihre Färbung verdanken. Doch kommen in beiden Beziehungen Ausnahmen vor; so finden sich z. B. in der Möhre, in den Blüthen von Aloë spec. und in den Früchten von Bryonia dioica rothe Chromoplasten. Blaue Chromoplasten kommen dagegen nicht vor, denn die als solche beschriebenen blauen Kugeln, wie z. B. die im Perigon von *Strelitzia reginae,* sind nach Schimper (III, 100) nichts Anderes als blaue Vacuolen. In 2 Fällen sind jedoch braune Chromoplasten von Schimper beobachtet worden, nämlich bei *Amsinckia intermedia* und *Neottia nidus avis.*

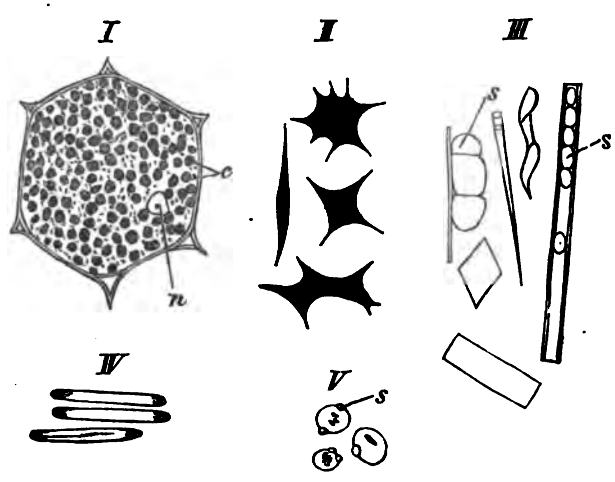


Fig. 12. (Nach Schimper.) (B. 548.)

I Zelle aus der Frucht von *Bryonia dioica,* n Zellkern, c Chromoplasten. II Chromoplasten aus der Frucht von *Sorbus aucuparia.* III Id. aus der Wurzel von *Daucus carota,* s Stärkekörner. IV Id. aus der Epidermis eines Perigonblattes der Blüthenknospe von *Maxillaria triangularis.* V Id. aus dem Fruchtfleisch von *Solanum dulcamara.*

Auf der anderen Seite kommt allerdings verhältnissmässig selten auch gelbgefärbter Zellsaft vor, so z. B. bei gelben Rosen und *Crocus sativus.*[1])

Die grosse Mannigfaltigkeit der Blüthenfarben wird nun namentlich dadurch hervorgebracht, dass in demselben Organe verschiedene Farbstoffe vorkommen. Es können sogar in ein und derselben Zelle gleichzeitig, sowohl Chromoplasten und abweichend gefärbter Zellsaft, als auch verschieden gefärbte Chromoplasten vorkommen. Letzteres ist z. B. der Fall bei der Möhre und den Früchten von *Lonicera xylosteum;* es werden in beiden orangegelbe und carminrothe Chromoplasten in ein und derselben Zelle angetroffen.

Grosse Verschiedenheit herrscht nun auch in der Gestalt der Chromoplasten; es kommen zwar auch nicht selten rundliche scheibenförmige Chromoplasten vor, die also ihrer Gestalt nach mit den Chloroplasten der höheren Gewächse übereinstimmen (cf. Fig. 12, I und V), doch sind dieselben keineswegs als die allein typische Formen zu betrachten. Vielmehr besitzen die Chromoplasten auch in vielen Fällen langgestreckte stäbchenförmige Gestalten, wie dies z. B. in den Fig. 12, IV, abgebildeten Chromoplasten von *Maxillaria trian-*

---

[1]) Weitere Fälle dieser Art sind von Schimper (III, 101) zusammengestellt.

Kapitel 7.

Die Chromatophoren.

Allgemeines.

Unter dem Ausdruck Chromatophoren werden neuerdings 3 verschiedene Gruppen von plasmatischen Gebilden zusammengefasst, die entweder selbst Träger von Farbstoffen sind oder doch aus solchen sich bilden und wieder in Farbstoffträger sich zu verwandeln vermögen.

Es sind dies die grüngefärbten Chlorophyllkörper, die bunt gefärbten Farbstoffkörper, die sich namentlich in zahlreichen Blüthen und Früchten vorfinden, und die farblosen Chromatophoren, die nach ihrer Entdeckung zuerst als Stärkebildner bezeichnet wurden.

Alle diese Gebilde, die auf den ersten Blick sehr verschiedener Natur zu sein scheinen, sind dadurch ausgezeichnet, dass sie wie der Zellkern sich nur in lebenden Zellen finden und stets dem Cytoplasma eingebettet sind. Ihre Zusammenstellung wird aber erst dadurch gerechtfertigt, dass sie auf der einen Seite eine grosse Uebereinstimmung in ihrer feineren Structur und auch namentlich bezüglich der in ihnen gebildeten Stoffe zeigen, und dass sie auf der anderen Seite in genetischem Zusammenhange stehen und in mannigfacher Weise in einander übergehen können.

So scheint es denn auch zweckmässig für die genannten 3 Gruppen der Chromatophoren eine einheitliche Bezeichnungsweise anzuwenden und ich habe mich in dieser Beziehung der von STRASBURGER und SCHIMPER herrührenden Terminologie angeschlossen. Nach dieser werden die chlorophyllhaltigen Chromatophoren als Chloroplasten, die anders als grün gefärbten als Chromoplasten, die farblosen als Leukoplasten bezeichnet.

Unter der Gruppe der Chloroplasten mögen jedoch der gleichen Function halber auch die Chromatophoren der nicht grünen Algen (Florideen, Phaeophyceen, etc.) mit inbegriffen werden, wenn es auch noch nicht für alle völlig sichergestellt ist, ob dieselben wirklich chlorophyllhaltig sind. Sollte dies nicht der Fall sein, scheint es mir am zweckmässigsten sie mit SCHIMPER als Phaeoplasten und Rhodoplasten zu bezeichnen.

Ausserdem sind übrigens in neuerer Zeit noch sehr verschiedene Ausdrücke zur Bezeichnung der einzelnen Gruppen der Chromatophoren von verschiedenen Autoren angewandt. Um das Verständniss der einschlägigen Literatur zu erleichtern, will ich an dieser Stelle diejenigen Ausdrücke, die nicht ohne Weiteres verständlich sind, kurz anführen. So gebraucht zunächst A. MEYER für Chloroplasten (incl. Phaeoplasten und Rhodoplasten): Autoplasten, für Leukoplasten: Anaplasten; der genannte Autor bezeichnet ferner die Chromatophoren zusammen als Trophoplasten; für letztere brauchte SCHIMPER früher den Ausdruck Plastiden; VAN TIEGHEM dagegen bezeichnete neuerdings die Chromatophoren und Aleuronkörner zusammen als Leuciten und unterscheidet Chloroleuciten, Chromoleuciten und Xantholeuciten. (cf. ferner SCHMITZ, X, 148.)

1. Die Chloroplasten.

Die Chloroplasten sind nach unserer obigen Definition durch den Gehalt des grünen Chlorophyllfarbstoffes charakterisirt. Während man früher annahm, dass vielfach auch ungeformte Plasmamassen von dem Chlorophyll tingirt sein könnten, haben die neueren Untersuchungen von SCHMITZ (V, VIII), SCHIMPER (I—III), DEHNECKE (I) und MEYER (I) ergeben, dass jedenfalls bei allen höheren Pflanzen das Chlorophyll stets nur innerhalb der Chloroplasten, die sich jederzeit scharf gegen das Cytoplasma abgrenzen, vorkommt, und dass die abweichenden Beobachtungen älterer Autoren namentlich darauf beruhten, dass diese die leichte Zersetzungsfähigkeit der Chloroplasten nicht genügend berücksichtigten.

Eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung nur die *Phycochromaceen*, bei denen die Ausbildung von Chromatophoren in den meisten Fällen wenigstens noch ganz zu unterbleiben und das Pigment den gesammten Plasmakörper gleichmässig zu durchdringen scheint. Es gewinnt diese Thatsache an Interesse, wenn man berücksichtigt, dass in den Zellen der Phycochromaceen ebenfalls Zellkerne, wenn überhaupt, jedenfalls nur ganz ausnahmsweise vorkommen. Es mag jedoch hervorgehoben werden, dass in der neuesten Zeit verschiedene Autoren (cf. LAGERHEIM I und HANSGIRG I) auch bei einigen Phycochromaceen Chloroplasten beobachtet haben, so dass der zuerst von SCHMITZ (VIII, 9) aufgestellte Satz, dass bei der genannten Algen-Klasse die Differenzirung in Zellkern und Chromatophoren gänzlich fehlt, keine allgemeine Giltigkeit mehr hat.

Was nun die Verbreitung der Chloroplasten im Gewächsreich anlangt, so ist bekanntlich nur die grosse Klasse der Pilze durch gänzlichen Mangel an Chloroplasten ausgezeichnet; dieselben fehlen ferner unter den Blüthenpflanzen manchen Schmarotzergewächsen und sind bei andern wie *Cuscuta* in so geringen Mengen vorhanden, dass das Vorkommen in diesen zum Theil erst in jüngster Zeit nachgewiesen wurde (cf. TEMME I).

Da ferner die Bildung sowohl wie das Functioniren des Chlorophylls bekanntlich im Allgemeinen an das Vorhandensein von Licht gebunden ist, so ist es erklärlich, dass auch bei den sonst Chloroplasten führenden Pflanzen alle unterirdischen oder sonstwie gegen das Licht abgeschlossenen Organe der genannten Gebilde entbehren. Uebrigens sind auch zahlreiche dem vollen Tageslichte ausgesetzte lebensthätige Zellen frei von Chloroplasten, wie vor Allem die Epidermis der meisten Landpflanzen. Es besteht in dem genannten Falle sogar, wie STÖHR (I) gezeigt hat, eine derartige Beziehung zwischen Beleuchtung und dem Gehalt an Chloroplasten, dass diese um so mehr verschwinden, je intensiver die Beleuchtung ist. Da sich nun ferner bei dem Fehlen von Chloroplasten, wie wir alsbald noch näher sehen werden, stets Leukoplasten in der Epidermis befinden, so ist hier also die Grundlage zur Bildung der Chloroplasten vorhanden und wir sind zur Zeit nicht im Stande die Gründe anzugeben, welche die Umwandlung der Leukoplasten in Chloroplasten verhindern; dass die allzu intensive Beleuchtung allein zur Erklärung dieses Verhaltens nicht ausreicht, wurde bereits von HABERLANDT (cf. SCHENK's Handbuch, Bd. II, pag. 578) in ausreichender Weise gezeigt, so dass ich in dieser Beziehung auf die Erörterungen dieses Autors verweisen kann.

Die Gestalt der Chloroplasten ist bei den *Phanerogamen* und *Pteridophyten* nur geringen Schwankungen unterlegen. Sie bilden hier stets mehr oder weniger flache Scheibchen, mit kreisrundem oder mehr ovalem Querschnitt. Nur wenn dieselben sehr dicht in einer Zelle liegen, können sie durch Abplattung mehr polyedrisch werden. Endlich können auch grössere feste Einschlüsse, wie Stärkekörner geringe Gestaltsveränderungen derselben veranlassen. Ebenso verhalten sich nun auch die *Bryophyten* mit alleiniger Ausnahme einer kleinen Gruppe der Lebermoose, der *Anthoceroten*, die in jeder Zelle nur einen grossen Chloroplasten enthalten, der mit den Chloroplasten verschiedener Algen, wie z. B. *Ulva* (Fig. 9, VIII) eine grosse Aehnlichkeit hat (cf. HOFMEISTER I, 364 und SCHIMPER III, 45).

Demgegenüber herrscht nun bei den Algen eine so grosse Mannigfaltigkeit der anderen Diagonale des rhombischen Krystalles parallel, wird man den einen dieser beiden Strahlen gesondert beobachten können, während in allen dazwischenliegenden Stellungen des Analysators von jedem Strahle eine Componente den Nicol passiren muss und die Resultante eine Mischfarbe aus beiden Strahlen sein muss.

Betrachtet man nun die Farbstoffkrystalle der Möhre in der angegebenen Weise, so wird man in der That finden, dass dieselben bei einer Stellung des Analysators vollkommen farblos erscheinen, nach einer Drehung um 90° aber die höchsten Farbentöne zeigen (je nach ihrer Beschaffenheit carmoisinroth oder orange).

Ebenso wie die ebengenannten Krystalle, sind nun auch die sämmtlichen übrigen Farbstoffkrystalle durch starken Pleochroismus ausgezeichnet und zwar ist derselbe, wie bereits bemerkt wurde, noch bei bedeutend kleineren Krystallen zu constatiren als die Doppelbrechung. So hat denn auch z. B. A. W. SCHIMPER in der angegebenen Weise »die winzigen Farbstoffeinschlüsse, die in den Früchten von *Solanum dulcamara* (cf. Fig. 12, V) enthalten sind und die sich von amorphen Körnern oder Tröpfchen äusserlich nicht unterscheiden liessen, mit voller Sicherheit als Krystalle bestimmen können.«

Eine umfassendere Untersuchung des soeben genannten Autors hat jedoch gezeigt, dass die Verbreitung der Farbstoffkrystalle im Pflanzenreich eine ziemlich beschränkte ist, so fehlen sie zunächst den gelben Chromoplasten gänzlich, rothe Farbstoffkrystalle sind ferner ausser bei der Möhre und Tomate namentlich in den Früchten von *Solanum dulcamara* und *Lonicera xylosteum*, braune nur bei *Neottia nidus avis* beobachtet. Am häufigsten sind die orangefarbigen Krystalle, sie finden sich z. B. in den Blüthen von *Tropaeolum*, in der Frucht von *Rosa* und *Pyrus* spec., im Arillus von *Evonymus* etc. Doch giebt es auf der anderen Seite auch orangefarbene Chromoplasten ohne Krystalleinschlüsse, z. B. in der Frucht von *Bryonia dioica*. Endlich können auch innerhalb ein und desselben Chromoplasten gleichzeitig Grana und Farbstoffkrystalle auftreten; dies ist nach SCHIMPER (III, 104) z. B. in den bereits erwähnten Früchten von *Solanum dulcamara* (Fig. 12, V) der Fall, deren Chromoplasten zugleich gelbe Grana und rothe Krystalle enthalten.

2. Die nicht krystallinischen Farbstoffe. Von den innerhalb der Chromoplasten auftretenden nicht krystallinischen Farbstoffen wurde bereits angegeben, dass sie im Allgemeinen als runde Körper im Stroma auftreten. Es muss jedoch hervorgehoben werden, dass es keineswegs möglich ist, diese Grana in allen Chromoplasten mit gleicher Sicherheit zu beobachten. Vielmehr besitzen die Farbstoffkügelchen bei verschiedenen Pflanzen eine sehr verschiedene Grösse und sind auch sehr verschieden dicht innerhalb der Chromoplasten angehäuft. Ein sehr günstiges Beobachtungsobject bieten z. B. die fertilen Stengel von *Equisetum arvense*; die in diesen enthaltenen hellrothen Chromoplasten (cf. Fig. 14, I) besitzen nur eine geringe Anzahl grosser Grana und es kann in diesem Falle kein Zweifel über die Farblosigkeit des Stromas der Chromoplasten bestehen. Bei den in den Blüthentheilen von *Aloë* spec. enthaltenen rosenrothen Chromoplasten sind die immerhin noch relativ grossen Grana vorwiegend peripherisch gelagert, so dass hier die Mitte des Farbstoffkörpers farblos erscheint, ebenso verhalten sich nach SCHIMPER auch die gelben Chromoplasten in den Blüthen von *Oncidium*. Namentlich bei den blassgefärbten Chromatophoren ist es jedoch selbst mit den besten optischen Hilfsmitteln zur Zeit unmöglich, ein sicheres Urtheil darüber zu fällen, ob in ihnen

in gleicher Weise eine Sonderung in farbloses Stroma und gefärbte Grana vorhanden ist; immerhin scheint dies nach Analogieschlüssen nicht unwahrscheinlich.

Was nun endlich die Natur der Grana anlangt, so ist es höchst wahrscheinlich, dass dieselben keine wirklich festen Körner, wie es ja eigentlich der Name besagen würde, sondern flüssige Vacuolen sind. Es ist dies namentlich deshalb anzunehmen, weil man ein Verschmelzen der Kugeln zu grösseren Tropfen bei der Zerstörung des Stromas leicht beobachten kann. Ob jedoch die Grana aus einer einfachen wässrigen Lösung des betreffenden Farbstoffes bestehen oder ob der Farbstoff an ein fettes Oel, Wachs oder dergl. gebunden oder in diesem gelöst ist, konnte zur Zeit noch nicht mit Sicherheit entschieden werden.

2. Die feinere Struktur der Chloroplasten.

Den Chromoplasten gegenüber sind die Chloroplasten durch eine feinere Struktur ausgezeichnet, so dass zur Zeit von den verschiedenen Autoren noch sehr abweichende Ansichten in dieser Hinsicht vertreten werden. Nur darin sind alle neuren Beobachter einig, dass die Chloroplasten ganz abgesehen von Stärkeeinschlüssen etc. aus keiner homogenen gleichmässig mit Farbstoff durchtränkten Masse bestehen, eine Thatsache, die zuerst von Pringsheim (I) constatirt wurde. Der genannte Autor wies namentlich nach, dass bei der verschiedensten Behandlungsweise der Chloroplasten ein schwammartiges plasmatisches Gerüst sichtbar wird, aus dem der Farbstoff in stark lichtbrechenden Tropfen hervortritt. Er nahm nun an, dass auch schon im lebenden Chlorophyllkorn das plasmatische Stroma jene schwammartige Struktur besitzen sollte, dessen Maschen von einer ölartigen Masse, dem Lipochrom, die den Chlorophyllfarbstoff in Lösung enthielte, erfüllt wären. In neuerer Zeit will denn auch A. Tschirch (I, 12 und II) an lebenden Chloroplasten — namentlich denen von *Mnium* — einen solchen »Plasmaschwamm« direkt beobachtet haben. Nach den Angaben dieses Autors soll sich sogar durch direkte Beobachtung constatiren lassen, dass die Balken des Plasmaschwammes mit Farbstoff ausgekleidet und die Maschen desselben von heller grün gefärbtem Oel erfüllt sind.

Im Gegensatz zu den soeben mitgetheilten Angaben haben nun alle anderen Autoren, die sich neuerdings mit der Struktur der Chloroplasten beschäftigt haben, obwohl sie ihre Untersuchungen mit mindestens gleich guten optischen Hilfsmitteln und an gleich günstigem Materiale angestellt haben, nicht zu so sicheren Resultaten gelangen können. Sie sind vielmehr darüber einig, dass man an dem lebenden Chlorophyllkorne nur eine bald feinere, bald gröbere Punktirung beobachten kann, deren Deutung sich aber zur Zeit nicht mit voller Sicherheit ausführen lässt.

Gestützt auf fixirte und tingirte Präparate hat Schmitz die Ansicht vertheidigt, dass die Chloroplasten eine gleiche Struktur besitzen, wie er sie für das Cytoplasma und den Zellkern annimmt, und aus feinen, grüngefärbten Fibrillen bestehen. Gegen eine solche Annahme spricht jedoch besonders der Umstand, dass es durchaus nicht bewiesen ist, ob wir es nicht bei jenen feinen Fibrillen mit einem durch die Präparation hervorgerufenen Kunstprodukt zu thun haben.

So scheint mir denn auch in der That die von A. Meyer und Schimper vertretene Ansicht die meiste Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, nach der die Chloroplasten aus einem farblosen oder wenig gefärbten Stroma bestehen, dem grüngefärbte Kügelchen (Grana) eingelagert sind. Es spricht hierfür nicht nur die Analogie mit den Chromoplasten, sondern es deuten auch verschiedene Beobachtungen auf einen solchen Bau hin. So hat A. MEYER (I, 23) an den Chloroplasten aus den grünen Knollen von *Acanthephippium silhetense* die grosse Stärkekörner enthielten und bei denen in Folge dessen die Masse der Chloroplasten zum Theil nur einen dünnen Ueberzug über diese bildete, eine Sonderung in farbloses Stroma und grüne Grana in so deutlicher Weise ausgeprägt gefunden, dass hier eine Täuschung kaum möglich ist. Aehnliche Bilder erhielt auch SCHIMPER an den Chloroplasten von verschiedenen *Orchideen*, von *Umbilicum*, *Mnium* etc., während nach den Untersuchungen dieses Autors speciell die Algen eine sehr feine Struktur zeigen.

Immerhin kann diese Frage zur Zeit noch nicht als gelöst betrachtet werden, geben doch auch die beiden letztgenannten Autoren zu, dass sie auch an den günstigsten Objecten zu einer ganz unzweifelhaften Beobachtung noch nicht gelangt sind.

Eine mehrfach discutirte Frage ist endlich die, ob die Chloroplasten gegen das Cytoplasma durch eine Membran abgegrenzt sind. Es ist jedoch auch in dieser Beziehung zur Zeit noch kein abschliessendes Urtheil zu fällen. Nur darüber scheinen mir sämmtliche Autoren, die sich neuerdings eingehender mit dieser Frage beschäftigt haben, mit alleiniger Ausnahme von A. TSCHIRCH, übereinstimmender Ansicht zu sein, dass eine solche Membran durch direkte Beobachtung nicht constatirt werden kann. Bezüglich der Beobachtungen von A. TSCHIRCH kann ich jedoch SCHMITZ nur beistimmen, der sich dahin ausspricht, dass dieselben auf optischer Täuschung beruhen. Auch lässt sich die Abplattung der Chloroplasten vor der unmittelbaren Berührung derselben in dieser Beziehung nicht als Beweis anführen; denn wenn dieselbe durch die Berührung der farblosen Membranen hervorgebracht würde, so müssten diese jedenfalls eine auffallend verschiedene Dicke besitzen, da die farblose Zwischenschicht zwischen zwei Chloroplasten auch, wenn sie sich schon vollkommen abgeplattet haben, von sehr verschiedener Dicke ist, wie man z. B. an Farnprothallien leicht constatiren kann. Ebensowenig kann die Vacuolenbildung bei der Quellung isolirter Chloroplasten für das Vorhandensein einer Membran sprechen, diese kann vielmehr ebensogut ein Kunstprodukt sein, wie die Plasmamembranen, die sich um beliebige isolirte Plasmapartien bei der Berührung mit Wasser bilden.

Erwähnen will ich noch, dass auch nach den neuesten Untersuchungen von FRANK SCHWARZ (II, C V) sich eine chemisch differente Membran an den Chloroplasten nicht beobachten lässt. Immerhin bleibt aber die Möglichkeit noch bestehen, dass die Chloroplasten durch eine Membran mit ähnlichen Eigenschaften wie die Niederschlagsmembranen gegen das Cytoplasma abgegrenzt sind, eine Ansicht die zuerst von PFEFFER (I, 147) ausgesprochen wurde. Ich werde auf diesen Punkt im zweiten Theile zurückkommen.

3. Chemische Zusammensetzung der Chromatophoren.

Wie bereits hervorgehoben wurde, besteht die Grundmasse sämmtlicher Chromatophoren, das Stroma, aus proteinartigen Stoffen. Für die Chloroplasten wurde diese Thatsache namentlich von SACHS (IV, 195) durch verschiedene microchemische Reactionen festgestellt; dasselbe lässt sich nun auch leicht für die Leuko- und Chromoplasten nachweisen.

Nach neueren Untersuchungen von ZACHARIAS (III und IV, 275) sollen übrigens die Chromatophoren neben Albumin auch grössere Mengen von Plastin enthalten.

Ueber die chemischen Eigenschaften, der in den Chromatophoren enthaltenen Farbstoffe ist noch sehr wenig bekannt, obwohl namentlich über den Farbstoff der Chloroplasten, das Chlorophyll, eine grosse Anzahl von Untersuchungen vorliegt. Als höchst wahrscheinlich kann es jedoch schon jetzt gelten, dass in den grüngefärbten Chloroplasten stets zwei verschiedene Farbstoffe enthalten sind, von denen der eine eine grüne, der andere eine gelbe Farbe besitzt, und die deshalb auch in Uebereinstimmung mit Hansen (II) als Chlorophyllgrün und Chlorophyllgelb bezeichnet werden mögen. Diese sind in absolutem Alkohol beide löslich, können aber nach der von Kraus herrührenden Methode durch Schütteln der alkoholischen Lösung mit Benzol partiell getrennt werden. Das Chlorophyllgelb bleibt dann zum grössten Theil im Alkohol zurück, während die Benzollösung die Hauptmenge des Chlorophyllgrüns enthält. Noch besser soll diese Trennung nach Hansen (II, 140) gelingen, wenn man einen Chlorophyllextract in absolutem Alkohol mit $\frac{1}{3}$—$\frac{1}{2}$ Volum Wasser versetzt und dem Gemisch das gleiche Volum Petroläther hinzufügt. Es wird in diesem Falle das Chlorophyllgrün vom Petroläther aufgenommen.

Der grossen Empfindlichkeit dieser Körper gegen die verschiedenartigsten Reagentien ist es wohl namentlich zuzuschreiben, dass die Reindarstellung derselben bisher nicht gelang. Allerdings haben bereits verschiedene Autoren, so neuerdings namentlich Hansen (II) und Tschirch (I), geglaubt, den unveränderten grünen und gelben Farbstoff der Chloroplasten in Händen gehabt zu haben. Gegen die Identität des von Hansen dargestellten Chlorophyllgrüns mit dem in den lebenden Chloroplasten vorhandenen Farbstoffe sprechen jedoch namentlich die spectroskopischen Untersuchungen von Tschirch (I) und Wegscheider (I). Für das Tschirch'sche »Reinchlorophyll« hat aber neuerdings Wollheim (I, 193) nachgewiesen, dass dasselbe eine constante und nicht unbeträchtliche Menge Zink enthält.

Ob der in den etiolirten Chloroplasten enthaltene gelbe Farbstoff, das Etiolin, mit dem Chlorophyllgelb identisch ist, was von Hansen (II, 141) behauptet, von Tschirch (I, 94) aber bestritten wird, muss noch durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

Ueber die in den Chromatophoren der Fucaceen enthaltenen Farbstoffe liegt eine neuere Untersuchung von Hansen (III) vor, durch die das Vorhandensein von Chlorophyllgrün und Chlorophyllgelb in diesen bewiesen wird. Ausserdem befindet sich in diesen noch ein brauner in Wasser löslicher Farbstoff, der bereits 1869 von Millardet den Namen Phycophaïn erhalten hat.

Aehnlich scheinen sich auch die Chromatophoren der übrigen nicht grünen Algen zu verhalten: wenigstens wurde aus den Chromatophoren der Florideen ebenfalls ein in Wasser löslicher Farbstoff ausgezogen, der von Kützing wegen seiner rothen Farbe den Namen Phycoerythrin erhalten hat (cf. Pringsheim II). Ebenso lässt sich aus den blaugefärbten Cyanophyceen mit kaltem Wasser ein blauer Farbstoff ausziehen, der als Phycocyan bezeichnet wird.

Ganz unzureichend sind unsere Kenntnisse über die in den Chromoplasten enthaltenen Farbstoffe. Es ist nach den vorliegenden Untersuchungen nicht einmal möglich, die Frage zu entscheiden, wieviel verschiedene Farbstoffe in den Chromoplasten vorkommen (cf. Hansen I und Tschirch I, 97).

Ebensowenig lässt sich zur Zeit mit Sicherheit entscheiden, ob ausser den proteinartigen Stoffen und den Farbstoffen noch andere Verbindungen constant in den Chromatophoren enthalten sind. So ist auch der ölartige Körper, an den nach Pringsheim (I) der Farbstoff der Chloroplasten gebunden sein soll und der von dem genannten Autor als Lipochlor bezeichnet wird, sehr hypothetischer

Natur, wie namentlich von A. Meyer (I, 16) nachgewiesen wurde; es ist in der That der mikrochemische Nachweis irgend einer ölartigen Substanz als constanter Bestandtheil der Chloroplasten bisher nicht gelungen.

Schliesslich mag an dieser Stelle noch die von Pringsheim (I) entdeckte Hypochlorinreaction der Chloroplasten erwähnt werden. Dieselbe besteht darin, dass in den Chloroplasten bei der Behandlung mit verdünnter Salzsäure, Essigsäure, Pikrinsäure etc. nach einiger Zeit braune Kügelchen auftreten, die häufig zu ebenfalls braungefärbten Krystallnadeln auswachsen. Nach Pringsheim sollten sich nun diese braunen Gebilde aus einem ölartigen in den Chloroplasten enthaltenen Körper »dem Hypochlorin«, bilden, den der genannte Autor für das erste Assimilationsprodukt hielt. Von Meyer (I, 17) und Tschirch (I, 41) wurde nun aber gezeigt, dass das Hypochlorin Pringsheim's ein Zersetzungsprodukt des Chlorophyllfarbstoffes darstellt und mit dem bereits früher von Hoppe-Seyler dargestellten Chlorophyllan identisch ist. Immerhin bleibt die sogenannte Hypochlorin-Reaction schon deshalb von Interesse, weil sie sehr gut zum mikrochemischen Nachweis des Chlorophylls benutzt werden kann, und zwar ist zu diesem Zwecke die Anwendung von Eisessig sehr zu empfehlen, da dieser, wie A. Meyer (I) gezeigt hat, schon nach sehr kurzer Zeit die Ausscheidung der Hypochlorin- oder Chlorophyllannadeln bewirkt.

4. Die Einschlüsse der Chromatophoren.

Unter den fremdartigen Einschlüssen, die innerhalb der Chromatophoren gebildet werden, besitzen die Stärkekörner unstreitig die grösste Verbreitung, ausserdem finden sich ziemlich häufig Proteinkrystalloide und Tropfen einer ölartigen Substanz innerhalb der Chromatophoren.

Von besonderem Interesse ist es, dass alle drei Arten von Einschlüssen in jeder Gruppe der Chromatophoren vorkommen, wodurch, wie von Schimper bereits hervorgehoben wurde, von Neuem die Aehnlichkeit der innerhalb derselben sich abspielenden chemischen Processe und somit auch die Zusammengehörigkeit der drei Gruppen der Chromatophoren bewiesen wird.

1. Die Stärkekörner.

Da ich es aus verschiedenen Gründen vorziehe, die morphologischen und chemischen Eigenschaften der Stärkekörner in Gemeinschaft mit verschiedenen verwandten Körpern in einem späteren Kapitel zu besprechen, sollen an dieser Stelle nur die Beziehungen derselben zu den Chromatophoren erörtert werden. Es ist nun in dieser Hinsicht namentlich die Frage von Interesse, ob die Stärkekörner stets Produkte des Chromatophorensystems sind oder ob dieselben auch im Cytoplasma und ohne Mitwirkung von Chromatophoren gebildet werden können. Diese Frage ist auch in neuster Zeit noch von verschiedenen Autoren verschieden beantwortet worden. So vertreten namentlich Schmitz und Schimper die Ansicht, dass die Stärke nur innerhalb der Chromatophoren gebildet werden kann, während z. B. Strasburger noch an der gegentheiligen Ansicht festhält. In der That scheint mir eine endgiltige Entscheidung über diese Frage zur Zeit noch nicht möglich zu sein. Wenn man jedoch bedenkt, wie sehr die Zahl der Fälle, in denen der Nachweis, dass die Stärkebildung innerhalb der Chromatophoren stattgefunden hat, gelungen ist, besonders seit der

Entdeckung der Leukoplasten in den letzten 5 Jahren zugenommen hat[1]) und die Schwierigkeiten berücksichtigt, mit denen namentlich in plasmareichen Geweben die Nachweisung der Leukoplasten verbunden ist, so wird man zugeben müssen, dass die von SCHMITZ und SCHIMPER vertretene Ansicht eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich hat. Beobachtungen, bei denen ein sicherer Nachweis von Chromatophoren nicht gelang, können natürlich bei der Schwierigkeit, die einem solchen Nachweis entgegensteht, den an günstigeren Objecten gewonnenen positiven Ergebnissen gegenüber nur einen relativ geringeren Werth beanspruchen.

Hervorgehoben mag ferner noch werden, dass Stärkebildung in den Chloroplasten fast aller höheren Pflanzen wenigstens zeitweise zu beobachten ist; in manchen Fällen, wo unter normalen Bedingungen Stärkebildung unterbleibt, lässt sich dieselbe, wie GODLEWSKI (I, 218) gezeigt, durch Steigerung der Assimilation — durch intensivere Beleuchtung und Eintragen in Kohlensäure-reichere Luft — hervorrufen. Bei einer Anzahl Algen fehlt jedoch die Stärkebildung gänzlich, so vor Allem bei den Diatomeen, Phaeophyceen und Rhodophyceen.[2]) Ferner soll bei einigen *Vaucheria*-Arten niemals Stärkebildung innerhalb der Chloroplasten erfolgen (cf. SCHIMPER III, 60). Ebenso, wie in den Chloroplasten der höheren Gewächse, findet nun auch in den Leukoplasten sehr häufig Stärkebildung statt; es sind jedoch endlich auch nicht selten stärkeführende Chromoplasten anzutreffen (cf. Fig. 12, II und VI). So sind namentlich, wie bereits hervorgehoben wurde, die in den vegetativen Organen vorkommenden Chromoplasten durch reichliche Stärkebildung ausgezeichnet.

2. Proteinkrystalloide.

Während die Proteinkrystalloide in den Leuko- und Chromoplasten ziemlich häufig anzutreffen sind, kennen wir zur Zeit nur relativ wenig Fälle, in denen Proteinkrystalloide in den Chloroplasten auftreten. Nur in den Familien der *Orchideen* und *Boragineen* besitzen dieselben nach den Untersuchungen von SCHIMPER (III, 66) eine allgemeinere Verbreitung. Es steht jedoch zu erwarten, dass man mit der Zeit auch noch bei einer grösseren Anzahl von Pflanzen Proteinkrystalloide antreffen wird, da dieselben bei oberflächlicher Betrachtung leicht übersehen werden können.

Die Proteinkrystalloide besitzen nämlich nur in Ausnahmefällen, wie z. B. nach SCHIMPER in den Chromatophoren der Epidermis von *Cerinthe glabra*, eine erhebliche Grösse. Sie bilden meist langgestreckte Prismen oder Nadeln, die häufig eine grosse Zartheit zeigen können. Nur in zwei Fällen sind Würfel oder Octaëder als Einschlüsse der Chromatophoren beobachtet worden: im Rhizom von *Canna* und in den Brakteen von *Strelitzia Reginae*.

Was das chemische Verhalten der Proteinkrystalloide anlangt, so wissen wir zur Zeit nur, dass dieselben sich mit Ausnahme der von *Canna* in Wasser lösen, durch Alkohol allmählich gehärtet und von Farbstoffen tingirt werden. Im Uebrigen herrschen bezüglich der in verschiedenen Pflanzen beobachteten Krystalle Verschiedenheiten, die jedoch noch nicht genügend erforscht sind, um sichere Resultate ergeben zu haben.

---

[1]) So wurden von SCHMIDT (I, 461) und A. MEYER in den Siebröhren, von POTTER (cf. Botan. Centralbl., Bd. XVIII, pag. 31) in den Milchzellen von *Euphorbia*, von SCHIMPER (III, 197) in den Embryosäcken und Eizellen stärkebildende Leucoplasten nachgewiesen.

[2]) Die sogenannte Florideen- und Phaeophyceenstärke, die sich auch chemisch abweichend von der Stärke verhält, ist ein Produkt des Cytoplasmas, wie weiter unten noch näher besprochen werden wird.

3. Oeltropfen.

Nachdem schon von NAEGELI, BRIORI, BORODIN u. a. auf das Vorkommen ölartiger Einschlüsse innerhalb der Chromatophoren aufmerksam gemacht war, wurden namentlich von A. MEYER (I, 27), der auch noch über die Verbreitung derselben zahlreiche neue Angaben machte, die chemischen Eigenschaften dieser Körper näher untersucht; es stellte sich hierbei heraus, dass dieselben sich sowohl von den Fetten, wie von den ätherischen Oelen durch wesentliche Reactionen unterscheiden, so namentlich dadurch, dass sie mit Osmiumsäure nur ganz allmählich eine braune Farbe annehmen, in verdünntem Alkohol löslich, in Eisessig aber unlöslich sind.[1] Ferner sind sie stets unlöslich in Wasser, löslich in Aether. Alle diese Reactionen, die in allen untersuchten Fällen in derselben Weise verliefen, deuten darauf hin, dass diese Körper sich in chemischer Hinsicht sehr nahe stehen und von den im Cytoplasma vorkommenden ähnlichen Substanzen unterscheiden. Bemerkt mag übrigens noch werden, dass die in verschiedenen Pflanzen vorkommenden Oeltropfen in ihrem Verhalten gegen andere Reagentien, wie namentlich Chloralhydrat, geringe Differenzen zeigen (cf. SCHIMPER III, 180).

Was die Verbreitung der Oeltropfen anlangt, so sind dieselben innerhalb der Chromatophoren bislang nur in zwei Fällen beobachtet, nämlich von SCHIMPER (III, 106) in den Chromoplasten der Blüthen von *Iris Pseudacorus* und *Oncidium janeirense.* Dagegen besitzen sie in den Leuko- und Choroplasten eine grosse Verbreitung und sollen nach den neueren Untersuchungen von SCHIMPER namentlich in den alternden Chloroplasten sämmtlicher Algen und Phanerogamen constant auftreten. Während jedoch bei den Blüthenpflanzen die Oeltropfen vorwiegend im Innern der Chloroplasten entstehen, sollen sie sich bei den Algen meist an der Oberfläche derselben bilden und sogar häufig von dem Chloroplasten ganz loslösen. Bei den Phanerogamen besteht ferner noch ein Unterschied zwischen den Gewächsen mit perennirender und nicht perennirender Belaubung. In den nicht perennirenden Blättern treten nämlich die Chloroplasten meist erst kurz vor dem Abfall derselben auf, doch meist noch innerhalb der grün gefärbten Chromatophoren; in den perennirenden grünen Pflanzentheilen findet dagegen eine Bildung der Oeltropfen in den meisten Fällen schon lange vor dem Absterben derselben statt. Doch lässt sich weder in dem einen, noch in dem anderen Falle eine spätere Auflösung der Oeltropfen mit Sicherheit constatiren, so dass es höchst wahrscheinlich ist, dass die Oeltropfen in allen Fällen ein Excret der Chromatophoren darstellen, das eine weitere Verwendung im Stoffwechsel der Pflanze nicht mehr findet.[2]

---

[1] In Uebereinstimmung mit MEYER und SCHIMPER ziehe ich es trotzdem vor, diese Gebilde auch ferner als Oeltropfen zu bezeichnen, solange wir über die thatsächliche Zusammensetzung derselben noch im Unklaren sind.

[2] Einer Nachuntersuchung bedürftig sind jedoch in dieser Beziehung die von BORODIN (I) bei *Vaucheria sessilis* gemachten Beobachtungen. Von dem genannten Autor wurden nämlich mit dieser Alge, die niemals Stärkekörner, stets aber Oeltropfen enthält, einige Experimente ausgeführt, die dafür sprechen, dass das Oel in denselben eine analoge Rolle spielt wie die Stärke in anderen Pflanzen. Diese Experimente wurden aber von SCHIMPER (II, 186 ff.) theils mit anderem Erfolg wiederholt, theils anders gedeutet.

Kapitel 9.

Vermehrung und Metamorphosen der Chromatophoren.

Während man bis vor Kurzem allgemein annahm, dass die Chromatophoren auch durch direkte Differenzirung aus dem Cytoplasma entstehen können und sich nur in älteren Organen durch Theilung vermehren, haben es die Untersuchungen von SCHMITZ, SCHIMPER und A. MEYER wahrscheinlich gemacht, dass niemals eine Neubildung von Chromatophoren stattfindet und dass sich dieselben ebenso wie die Zelle selbst und der Zellkern ausschliesslich durch Theilung vermehren.

Ich verzichte hier darauf, die älteren Beobachtungen, die eine direkte Entstehung der Chromatophoren aus dem Cytoplasma darthun sollen, zu besprechen. Dieselben sind einerseits ohne Kenntniss von dem Vorhandensein der Leukoplasten angestellt und ausserdem haben unsere Instrumente und Präparationsmethoden in den letzten Decennien eine solche Vervollkommnung erfahren, dass jene älteren Beobachtungen den neueren Untersuchungen gegenüber nur sehr zweifelhaften Werth haben.[1]

Dass die Chromatophoren sich nun in der That in vielen Fällen durch Theilung vermehren, ist relativ leicht zu constatiren und wurde auch speciell für die Chloroplasten der *Characeen* schon 1846 von NÄGELI nachgewiesen. NÄGELI zählte nämlich die Chloroplasten zunächst in noch nicht ausgewachsenen Zellen, in denen die Chlorophyllkörper sich aber bereits scharf gegen das Cytoplasma abhoben und ungefähr gleiche Grösse besassen, so dass eine Neubildung derselben in diesen Zellen jedenfalls nicht mehr stattfinden konnte. Er bestimmte dann auch die Zahl der in ausgewachsenen Zellen enthaltenen Chloroplasten und da diese stets eine ganz bedeutend grössere war, als in den jüngeren Zellen musste offenbar während der Zellstreckung eine Vermehrung der Chloroplasten durch Theilung stattgefunden haben. Für eine solche spricht denn auch die Gestalt der Chloroplasten in jugendlichen Zellen; man findet in diesen nämlich neben kreisrunden Chloroplasten stets auch solche die verschieden stark in die Länge gestreckt sind und bei denen sich zum Theil auch schon in der Mitte eine Einschnürung gebildet hat, die verschieden tief in die Mitte hineinragt und die natürlich schliesslich zur Theilung der Chromatophoren führen muss.

Ueber die Theilung der Chromatophoren der Algen hat neuerdings SCHMITZ (VIII, 90) umfassendere Untersuchungen angestellt. Er unterscheidet zwei verschiedene Theilungsarten des Chromatophors, die jedoch in der mannigfachsten Weise an den verschiedenen Chromatophoren combinirt sein können.

Bei dem ersteren Theilungsmodus, der Theilung durch »Durchschnürung«, soll eine mittlere Zone des etwas in die Länge gestreckten Chromatophors zu einem mehr oder weniger zarten Strange ausgezogen werden, durch dessen Zerreissen der Chloroplast schliesslich in zwei Stücke zerlegt wird.

Bei der zweiten Theilungsweise, der Theilung durch »Zerschneidung«, soll die Zertheilung mehr simultan erfolgen und es sollen ferner in der in der Theilungsebene gelegenen Querzone zunächst meist sehr zarte Fibrillen auftreten, durch deren Zerreissen erst das Chromatophor zerlegt wird. Da diese Fibrillen jedoch nur an Pikrinsäure-Material beobachtet wurden, muss es erst noch durch weitere Untersuchungen entschieden werden, ob dieselben nicht einfach als Kunstprodukte aufzufassen sind.

---

[1] Eine kurze kritische Zusammenstellung der einschlägigen älteren Literatur findet sich übrigens bei SCHIMPER (III, 11—15).

Durch einfache Einschnürung findet nun höchst wahrscheinlich auch stets die Theilung der scheibenförmigen Chloroplasten der höheren Gewächse statt. Abweichend verhalten sich nur, wie von MIKOSCH entdeckt wurde, die Chloroplasten von *Hartwegia comosa*. Bei diesen bildet sich während der Längsstreckung in der Mitte derselben eine vollkommen farblose homogene Querzone aus, durch deren Spaltung dann die Theilung der Chloroplasten bewirkt wird. Irgend welche faserige Struktur lässt sich übrigens nach den übereinstimmenden neueren Untersuchungen von MEYER (I, 60) und SCHIMPER (III, 192) innerhalb der farblosen Querzone nicht beobachten.

Kann es nun auch nach den soeben mitgetheilten Beobachtungen nicht zweifelhaft erscheinen, dass die Vermehrung der Chromatophoren in vielen Fällen jedenfalls durch Theilung bewirkt wird, so dürfen wir aus denselben aber natürlich noch nicht folgern, dass eine Neubildung der Chromatophoren überhaupt nicht stattfindet. Um das letztere nachzuweisen, war es offenbar nothwendig, die Chromatophoren während der ganzen Lebensperiode der Pflanzen zu verfolgen, und namentlich war zu zeigen, dass auch in den Meristemzellen und in den Fortpflanzungsorganen die Chromatophoren stets vorhanden sind und sich ebenfalls ausschliesslich durch Theilung vermehren. Dieser Nachweis wurde nun zuerst von SCHMITZ (VIII, 105) für eine grosse Anzahl von Algen, die den verschiedensten Familien entstammten, mit voller Sicherheit geführt. Der genannte Autor konnte bei diesen nicht nur in den Meristemzellen, sondern auch in den verschiedenen Fortpflanzungsorganen das Vorhandensein von vollkommen scharf gegen das Cytoplasma abgegrenzten Chromatophoren nachweisen. Er konnte ferner beobachten, dass bei der Keimung der Fortpflanzungszellen durch Wachsthum und Theilung der in ihnen enthaltenen Chromatophoren die Chromatophoren des jungen Keimlings entstehen.

Die grössten Schwierigkeiten machten in dieser Beziehung die Meristemzellen und die Centralzelle des Carpogons der *Characeen*. Doch ist es SCHMITZ (VIII, 109 und 126) schliesslich gelungen auch in der Scheitelzelle von *Chara foetida* wohl abgegrenzte, sehr kleine, scheibenförmige Chromatophoren, die in dem betreffenden Falle äusserst schwach gefärbt waren, in lockerer wandständiger Schicht im Protoplasma mit Sicherheit zu unterscheiden. Ebenso gelang es ihm auch in der Centralzelle jugendlicher Carpogone verschiedener Characeen kleine, vollständig farblose scheibenförmige Chromatophoren nachzuweisen, die allerdings in der reifen mit Plasma und Stärkekörnern vollkommen erfüllten Centralzelle nicht mehr sichtbar waren.

Abweichend verhalten sich nur in vielen Fällen die männlichen Sexualzellen, die nach SCHMITZ (VIII, 122) häufig die Chromatophoren ganz verlieren sollen (so bei den *Characeen, Florideen)*. Bei allen diesen Algen bleiben aber in den weiblichen Sexualzellen die Chromatophoren stets erhalten und es ist also auch in diesen Fällen eine Uebertragung der Chromatophoren von der Mutterpflanze auf die nächstfolgende Generation ermöglicht.

Mit weit grösseren Schwierigkeiten, als bei den Algen, ist die lückenlose Verfolgung der Chromatophoren bei den Cormophyten verbunden. Doch sind auch bei diesen namentlich durch SCHIMPER eine grosse Anzahl von Beobachtungen gemacht worden, die es als höchst wahrscheinlich erscheinen lassen, dass diese sich ebenso verhalten, wie die Algen.

Was zunächst die vegetativen Meristemzellen der Phanerogamen anlangt, so konnte SCHIMPER sogar in einigen Fällen lebhaft grün gefärbte Chromatophoren in diesen nachweisen, so in den Wurzeln von *Azolla* und *Lemna* und bei den Luftwurzeln zahlreicher *Orchideen*. Bei einer weit grösseren Zahl von Monocotylen und Dicotylen beobachtete er ferner Leukoplasten in allen Zellen des Vegetationspunktes der Stengel und Wurzeln. Allerdings waren dieselben in vielen Fällen von äusserst geringer Grösse und ihr Nachweis um so schwieriger, als die Leukoplasten in den plasmareichen Zellen sich nur äusserst wenig abhoben und auch durch Tinktionsmittel keineswegs in gleich günstiger Weise wie die Zellkerne sichtbar gemacht werden konnten. Als besonders günstiges Beobachtungsmaterial empfiehlt SCHIMPER den Stammscheitel von *Impatiens parviflora* und die Luftwurzeln von *Hartwegia comosa*.

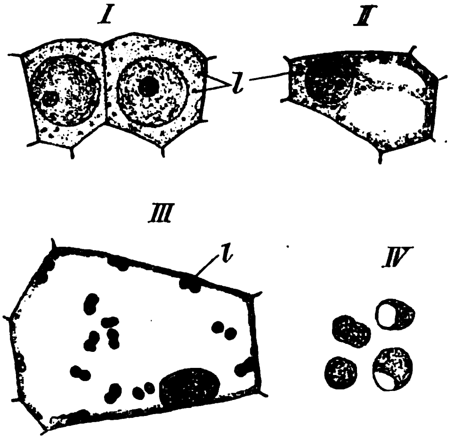


Fig. 13. (B. 549.)
Tradescantia albiflora. I Zellen aus dem Scheitelmeristem. II und III aus wachsenden Theilen des Stengels; l Leukoplasten. IV Ausgewachsene Chloroplasten. (800.) Nach SCHIMPER.

Dass nun auch in den allerjüngsten Zellen eine Neubildung der Leukoplasten nicht erfolgt, wird dadurch sehr wahrscheinlich, dass die Leukoplasten in ein und derselben Zelle stets nahezu von derselben Grösse sind, eine scharfe Umgrenzung zeigen und endlich häufig Einschnürungen besitzen, die auf eine gleiche Theilung, wie wir sie bei den ausgebildeten Chloroplasten bereits besprochen haben, hindeuten. Wenn man ferner jüngere und ältere Zellen vergleicht, so kann man beobachten, wie von Zelle zu Zelle die Grösse der Chromatophoren allmählich zunimmt und so von den kleinen Leukoplasten im Vegetationspunkte ein ganz allmählicher Uebergang zu den ausgewachsenen Chloroplasten stattfindet. Zur Illustration dieser Verhältnisse mag die nach SCHIMPER'schen Zeichnungen copirte Fig. 13 dienen, die die Entwicklung der Chloroplasten im Stengel von *Tradescantia albiflora* darstellt. In den Zellen des Scheitelmeristemes (Fig. I) sind nur sehr winzige Leukoplasten (l) enthalten; dieselben haben in Fig. II bereits etwas an Grösse zugenommen; die bedeutend ältere Zelle Fig. III zeigt namentlich zahlreiche Theilungsstadien des Leukoplasten, die aber immer noch bedeutend kleiner sind als die ausgebildeten Chloroplasten (Fig. IV).

Ferner hat nun SCHIMPER (I, 3) auch bereits 1883 in zahlreichen jungen Embryonen das Vorhandensein von Leuko- oder Chloroplasten constatirt. So konnte er z. B. bereits in einem achtzelligen Embryo von *Linum usitatissimum* kleine Chloroplasten mit aller Sicherheit beobachten. Ebenso lassen sich auch in reifen Samen Chloro- und Leukoplasten häufig mit voller Sicherheit nachweisen, und wenn auch dieser Nachweis in der kleinzelligen, mit Plasma dicht erfüllten Vegetationsspitze im Embryo reifer Samen nicht gelang, so dürfen wir wohl hierauf um so weniger grosses Gewicht legen, als jener Nachweis vor der Reife sich auch hier erbringen liess.

Es blieb also nur noch zu entscheiden, ob auch im Embryosack und der Eizelle bereits Chromatophoren vorhanden sind und es verdient somit um somehr unser Interesse, dass SCHIMPER neuerdings (III, 5—7) auch in diesen Chromatophoren nachgewiesen hat. Er beobachtete nämlich Leukoplasten in den

Eizellen von 3 systematisch sehr entfernt stehenden Gattungen *(Hyacinthus non scriptus, Daphne Blagayana* und *Torenia asiatica)*; bei der letztgenannten Art gelang auch leicht die Nachweisung der Leukoplasten im Embryosack. Damit ist nun aber das Vorhandensein von Chromatophoren auch während des ganzen Verlaufes der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den Phanerogamen erwiesen.

Bezüglich der Moose und Gefässkryptogamen hat nun endlich Schimper (III, 7) bei *Atrichum undulatum* und *Anthoceros laevis* das Vorkommen von Chromatophoren in der Eizelle und ebenso bei zahlreichen Moosen in der Scheitelzelle constatirt.

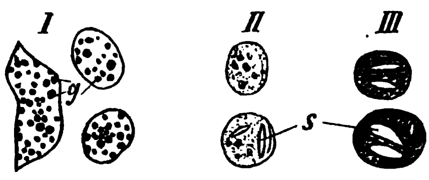
Ferner lassen sich die Chromatophoren auch in den Sporen von *Equisetum* leicht beobachten; dieselben scheinen zwar bei mässiger Vergrösserung einen abgesehen von dem die Mitte der Zelle einnehmenden grossen Zellkerne ganz gleichmässig grüngefärbten Inhalt zu besitzen. Zerdrückt man nun aber die Sporen in Wasser, so erkennt man deutlich die rundlichen Chloroplasten, die sich sofort durch die bekannte Vacuolenbildung verändern; es ist deshalb rathsam, dieselben in einer gleichzeitig fixirenden Flüssigkeit zu zerdrücken, wozu ich Müller'sche Lösung sehr geeignet fand. Bei stärkerer Vergrösserung kann man übrigens auch schon in der lebenden Spore beobachten, dass der Zellkern von 2—3 Schichten von Chloroplasten umgeben ist.

Ausserdem hat Schimper auch in den Sporen von *Osmunda* das Vorhandensein von Chloroplasten nachgewiesen, während ältere Autoren annahmen, das in diesen und anderen Farnsporen das Chlorophyll an wolkige Plasmamassen gebunden sei.

Mag es nun nach den vorliegenden Untersuchungen vielleicht noch nicht als vollkommen sichergestellt betrachtet werden können, dass eine Entstehung der Chromatophoren durch directe Differenzirung aus dem Cytoplasma niemals stattfindet, die Vermehrung derselben vielmehr stets durch Theilung schon vorhandener Chromatophoren bewirkt wird, so können wir diese Ansicht doch wohl mindestens als sehr wahrscheinlich bezeichnen.

Metamorphosen der Chromatophoren.

Unter den Metamorphosen der Chromataphoren sind namentlich diejenigen von Interesse, bei denen ein Uebergang in eine andere Art derselben stattfindet. In dieser Beziehung ist nun zunächst hervorzuheben, dass die Chromoplasten im Allgemeinen das Endglied bei diesen Metamorphosen bilden, dass sie aber sowohl aus Leukoplasten, wie aus Chloroplasten entstehen können und dass diese selbst sehr häufig wechselseitig in einander übergehen.



(B. 550.) Fig. 14.

Equisetum arvense. I Chromoplasten aus dem Parenchym des Stengels. II Id. aus der Blattscheide in der Umwandlung zu Chloroplasten begriffen. III Chloroplasten aus einer ergrünten Blattscheide, *s* Stärkekörner, *g* Grana. (1400).

Ausnahmsweise findet jedoch auch eine Verwandelung von Chromoplasten in Chloroplasten statt. Dies ist z. B. sehr leicht zu beobachten bei den fertilen Sprossen von *Equisetum arvense.* Diese führen sowohl in dem Parenchym des Stengels als auch der Scheiden zunächst Chromoplasten, die durch grosse rothgefärbte Grana ausgezeichnet sind (cf. Fig. 14, I); untersucht man nun aber ältere

Blattscheiden, die auch schon äusserlich hellgrün gefärbt erscheinen, so findet man in ihnen ganz normale Chloroplasten (Fig. 14, III), die häufig Stärkeeinschlüsse (s) enthalten. Dass nun diese in der That aus den zuerst beobachteten Chromoplasten hervorgegangen sind, geht daraus mit aller Evidenz hervor, dass es gar nicht schwer ist, alle Uebergangsstadien aufzufinden, in denen die Zahl und Grösse der rothen Grana immer mehr abnimmt und ganz allmählich die grüne Farbe auftritt, so zwar, dass man schon ziemlich intensiv grüngefärbte Chromatophoren antreffen kann, die noch einige rothe Kügelchen enthalten (Fig. 14, II).

Ebenso sicher lässt sich nun umgekehrt auch die Verwandlung der Chloro- und Leukoplasten in Chromoplasten verfolgen und zwar pflegt bei dieser Umwandlung, wie die Untersuchungen von Meyer und Schimper ergeben haben, die Aenderung resp. das Auftreten des Pigmentes den Gestaltsveränderungen vorauszugehen, sodass man meist in jungen Blüthen und Früchten Chromoplasten antrifft, die ihrer Gestalt nach mit den Leuko- und Chromoplasten, aus denen sie sich entwickelt haben, noch vollkommen übereinstimmen, während erst in späteren Entwicklungsstadien die Chromoplasten die mannigfachen oben geschilderten Gestalten zeigen.

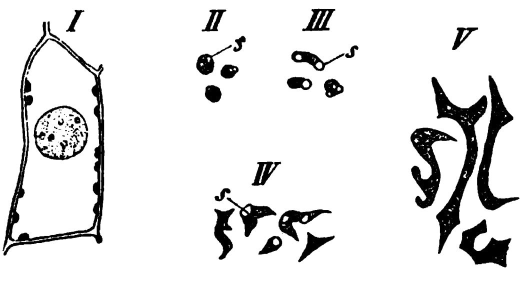


Fig. 15. (B. 551.)

Tropaeolum aduncum. I Junge Epidermiszelle mit Chloroplasten. II Aeltere Chloroplasten, *s* Stärkekörner. III Id. in der Umbildung zu Chromoplasten begriffen. IV In Ausbildung begriffene Chromoplasten. V Chromoplasten aus der Epidermis des Kelches einer halboffenen Blüthe. (800.) Nach Schimper.

Als Beispiel für diese Metamorphosen mag die in Fig. 15 abgebildete Entwicklungsgeschichte der Chromoplasten von *Tropaeolum aduncum* dienen. Dieselben entstehen nach den Untersuchungen von Schimper (I, 11) aus deutlich grüngefärbten Chloroplasten, die in Fig. I u. II dargestellt sind. In den in Fig. III abgebildeten Chromatophoren findet sodann der Uebergang zwischen den Chloro- und Chromoplasten statt; dieselben besitzen bereits nur noch eine blass hellgrüne Farbe. Das etwas ältere Stadium IV zeigt bereits zackige Umrisse der Chromoplasten, diese erreichen jedoch erst in Fig. V ihre definitive Grösse.

Eine Entstehung der Chloroplasten aus den Leukoplasten haben wir bereits beschrieben und es lässt sich der gleiche Process in zahlreichen Fällen leicht beobachten, da ja in den jugendlichen Zellen meist nur Leukoplasten enthalten sind. Im Allgemeinen ist diese Verwandlung mit einer beträchtlichen Grössenzunahme des Chromatophors verbunden.

Auf einer interessanten Metamorphose der Chloroplasten beruht schliesslich noch die abweichende winterliche Färbung vieler perennirender grüner Pflanzentheile. Dieselbe lässt sich namentlich bei den *Coniferen*-Nadeln und den Blättern von *Buxus* schön beobachten, die im Winter an allen den Licht ausgesetzten Theilen verschiedene Farbentöne zwischen ziegelgelb und dunkel carminroth zeigen, im Frühling aber ihre ursprüngliche grüne Farbe wieder annehmen. Ich kann hier auf die physiologische Ursache dieser Erscheinung nicht näher eingehen, bemerke nur, dass dieselbe nach den Untersuchungen von Haberlandt und Wiesner auf der combinirten Wirkung von Licht und Kälte beruht.

Während man nun früher annahm, dass in den entfärbten Blättern eine lichen Körper, der in der Literatur allgemein als Augenfleck bezeichnet wird. Derselbe findet sich ausserdem constant bei den grünen Euglenen.

Eine genauere Untersuchung des Augenfleckes wurde bislang nur von Klebs (II, 30) bei den Euglenen unternommen. Bei diesen liegt der Augenfleck stets an der Wandung der Hauptvacuole und bildet eine mehr oder weniger gekrümmte Scheibe, die häufig unebene Umrisse besitzt, sich aber gegen das Cytoplasma stets scharf abhebt.

Der feinere Bau des Augenfleckes stimmt nach Klebs mit dem der Chromatophoren überein: er besteht aus einer plasmatischen Grundmasse, der der rothe Farbstoff in Tropfenform eingelagert ist. Dieser Farbstoff, der von Cohn als Haematochrom bezeichnet wurde, besitzt eine Anzahl auffallender Farbenreactionen: er färbt sich schwarzblau mit Jod und mit Eisenchlorid, indigblau mit concentrirter Schwefelsäure, himmelblau mit Salpetersäure. Die gleichen Reactionen zeigen jedoch auch wie neuerdings von Rostafinsky (I) hervorgehoben wurde, die in den Sporen verschiedener Algen (*Sphaeroplea* u. a.) und Pilze (vieler *Uredineen*) vorkommenden oelartigen Tropfen, sodann auch verschiedene Chromoplasten (z. B. die in den Antheridien der *Characeen*). Es ist jedoch noch nicht sicher festgestellt, ob die in diesen Gebilden enthaltenen Farbstoffe alle identisch sind. Ebensowenig lässt sich zur Zeit die Frage entscheiden, ob das Haematochrom mit dem Chlorophyll in genetischer Beziehung steht, wie dies meistens angenommen wird.

Die Vermehrung der Augenflecke wurde bisher ebenfalls nur bei den Euglenaceen untersucht, wo dieselben stets auch in den Dauerzellen erhalten bleiben. Die Vermehrung soll hier nach Klebs stets durch Zweitheilung geschehen. Der Augenfleck verhält sich also auch in dieser Beziehung den Chromatophoren ganz analog, und es dürfte die Vermuthung nahe liegen, dass derselbe einfach als ein metamorphosirter Chloroplast, als Chromoplast, zu betrachten sei. Gegen eine solche Annahme spricht jedoch der Umstand, dass sowohl bei den Schwärmsporen als auch bei den Euglenen ausser dem Augenfleck stets noch normale Chloroplasten in jeder Zelle enthalten sind, zu denen der Augenfleck in keiner genetischen Beziehung zu stehen scheint. Eine sichere Entscheidung dieser Frage wird sich allerdings erst durch eine genaue Untersuchung über die Entstehung des Augenfleckes bei den Algenschwärmsporen gewinnen lassen. Jedenfalls spricht aber die scharfe Sonderung des Augenfleckes von den Chloroplasten dafür, dass derselbe eine andere Function wie diese besitzt, und es schien mir desshalb auch geboten, denselben von den Chromatophoren ganz zu trennen.

Mit Rücksicht auf die Function verdient es Beachtung, dass sich ein Augenfleck nur in frei beweglichen Zellen findet. Von Interesse ist auch die von Klebs (II, 31) constatirte Thatsache, dass der Augenfleck bei manchen Euglenen eine grosse Empfindlichkeit gegen mechanischen Druck und gegen die Einwirkung gewisser Alkaloide, wie Strychnin, besitzt. Ob jedoch der Augenfleck als ein bei der Lichtempfindung wesentlich mitwirkendes Organ aufzufassen sei, wie dies auch neuerdings wieder von Klebs angenommen wird, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

3. Die irisirenden Plasmaplatten verschiedener Meeresalgen.

Eigenthümlich irisirende Platten finden sich nach den Untersuchungen von Berthold (V, 485) in den oberflächlichen Zellen einiger Meeresalgen, die in Folge dessen im lebenden Zustande in den verschiedenartigsten Farben schimmern.

Für das Gedeihen der betreffenden Pflanzen sind sie jedoch höchst wahrscheinlich dadurch von Bedeutung, dass sie die hinter ihnen gelegenen Chromatophoren vor zu intensiver Beleuchtung schützen. So hat denn auch BERTHOLD die Plasmaplatten von *Chylocladia claviformis* in diffusem Lichte schon nach wenigen Tagen verschwinden sehen, während sie bei intensiverer Beleuchtung sich von neuem bildeten.

Die Plasmaplatten der genannten Alge, die von BERTHOLD am genausten untersucht wurden, bestehen aus einer stark lichtbrechenden Masse, der kleine Körnchen von etwas verschiedener Grösse eingebettet sind. In der Profilansicht lassen sie ferner eine Streifung erkennen, die der Flächenausdehnung der Platten parallel läuft und somit auf einen Aufbau derselben aus verschiedenen Lamellen hinweist. Gegen das Cytoplasma sind die Plasmaplatten stets scharf abgegrenzt; sie liegen bei beleuchteten Exemplaren stets den freien Aussenwänden der Zellen an.

Ueber die chemische Zusammensetzung der Lamellen und Körnchen lassen sich keine genaueren Angaben machen, doch ist es nach den von BERTHOLD ausgeführten Reactionen höchst wahrscheinlich, dass sie beide mindestens zum grössten Theile aus proteinartigen Stoffen bestehen.

Aehnlich verhält sich nach BERTHOLD (V, 699) auch *Cystosira ericoides* u. a. spec., nur sind die Plasmaplatten hier kleiner und stets in Mehrzahl in jeder Zelle enthalten; sie liegen jedoch ebenfalls stets der Aussenwand derselben an.

Ueber die optische Wirkungsweise der Plasmaplatten lassen sich nach den in dieser Hinsicht vorliegenden sehr lückenhaften Untersuchungen keine genaueren Angaben machen, nur soviel scheint sicher gestellt, dass Fluorescenz nicht die Ursache des optischen Effektes der Plasmaplatten ist.

4. Die Bakteroiden der Leguminosenknöllchen.

In den Zellen der an den meisten Leguminosenwurzeln auftretenden Knöllchen waren schon von verschiedenen Autoren verschiedenartig gestaltete Körper beobachtet, aber allgemein für Pilze gehalten. Von BRUNCHORST (I), wurde nun aber neuerdings sehr wahrscheinlich gemacht, dass diese Gebilde als normale Bestandtheile der Knöllchenzellen und als die eigentlich functionirenden Organe der Knöllchen anzusehen seien. Wegen ihrer Aehnlichkeit mit Bakterien hat BRUNCHORST für dieselben die Bezeichnung Bakteroiden vorgeschlagen.

Die Bakteroiden sind nun bei den verschiedenen Pflanzen verschiedenartig geformt: sie sind bald rundlich, bald stabförmig, bald auch nach Art eines Y verzweigt. Die Wurzelknöllchen ein und derselben Species enthalten jedoch stets gleichgestaltete Bakteroiden, abgesehen davon, dass dieselben im Laufe ihrer Entwickelung gewisse Gestaltsveränderungen, namentlich eine beträchtliche Grössenzunahme, erleiden können.

Die Bakteroiden bestehen aus Proteinstoffen und verhalten sich gegen Tinctionsmittel ganz wie Bakterien.

Ihre Function ist noch nicht sicher festgestellt; nach den Erörterungen von BRUNCHORST ist es jedoch am wahrscheinlichsten, dass sie durch fermentartige Zersetzung organischer Stickstoffverbindungen die Verarbeitung derselben zu Eiweissstoffen ermöglichen.

5. Die Wimperkörper der Characeen.

Im Anschluss an die Bakteroiden mögen an dieser Stelle auch die sog. Wimperkörper der Characeen kurz besprochen werden, die man leicht beobachten kann, wenn man z. B. eine Internodialzelle von *Nitella flexilis* durchschneidet und den Inhalt auspresst. Man findet dann in diesem neben dem Zellkern stets die kugelrunden Wimperkörperchen, die sich dadurch, dass sie an ihrer ganzen Oberfläche mit zarten Wimpern bedeckt sind, leicht von den Zellkernen unterscheiden lassen, während sie sich gegen Tinctionsmittel ganz ähnlich wie diese verhalten.

Obwohl nun die Wimperkörperchen schon 1849 von GÖPPERT und COHN (I, 686) untersucht wurden, ist die Natur derselben auch jetzt noch vollkommen zweifelhaft. So wurden dieselben noch vor Kurzem von SCHMITZ für parasitäre Organismen erklärt, während BERTHOLD (IV, 59) sie einfach für Ausscheidungen aus dem Zellsaft anspricht. Leider geben beide Autoren nicht an, auf welche Beobachtungen sie ihre Ansicht stützen. Da mir eingehendere Untersuchungen über die Wimperkörperchen zur Zeit nicht möglich waren, muss ich mich hier auf einige kurze Angaben über dieselben beschränken.

Zunächst verdient hervorgehoben zu werden, dass es mit den verschiedenartigsten Tinctionsmitteln nicht gelang, irgend welche Differenzirungen an den Wimperkörperchen zu beobachten; dieselben sind ferner von sehr verschiedener Grösse und zwar finden sich im Allgemeinen in den ältesten Zellen auch die grössten Wimperkörperchen, doch kommen auch in ein und derselben Zelle sehr bedeutende Schwankungen in der Grösse vor. Sie sind unlöslich in kochender Kalilauge und Salpetersäure, werden dagegen von conc. Schwefelsäure gelöst, mit Jod und Schwefelsäure, sowie mit Chlorzinkjod zeigen sie unter keinem Umstande Blaufärbung, gegen das polarisirte Licht verhalten sie sich gänzlich indifferent.

Schliesslich will ich in diesem Kapitel noch nachträglich hervorheben, dass BERTHOLD (V, 702 und IV, 59) neuerdings in den Zellen einiger Thallophyten *(Bryopsis, Vaucheria, Saprolegnia)* fädige, häufig mit torulösen Auftreibungen versehene Gebilde beobachtet hat, die stets im plasmatischen Wandbeleg derselben enthalten sind und in der lebenden Zelle Bewegungen und Gestaltsveränderungen zeigen. Sie bestehen aus Proteinstoffen, werden von Wasser sofort desorganisirt, lassen sich aber mit Osmiumsäure, Jod und Sublimat fixiren. Auch in den Haarzellen einiger Phanerogamen fand BERTHOLD ähnliche Gebilde, meist jedoch nur jene kugelförmigen Körper, die im Obigen bereits als Mikrosomen (cf. pag. 504) bezeichnet wurden. BERTHOLD hält diese Gebilde für Analoga der von FLEMMING in thierischen Zellen nachgewiesenen fadenförmigen Differenzierungen (cf. pag. 505).

Kapitel 11.

Die Proteinkörner und Proteinkrystalloide.

1. Die Proteinkörner.

Die Proteinkörner oder Aleuronkörner (Kebermehl nach Th. HARTIG) sind im Samen sämmtlicher Phanerogamen enthalten und bilden in diesen den bei weitem grössten Theil des stickstoffhaltigen Reservemateriales. Ob differenzirte Proteinkörner auch in anderen Reservestoffbehältern eine allgemeine Verbreitung besitzen, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht mit genügender Sicherheit entscheiden (cf. Th. HARTIG I, 120).

Die Entdeckung der Proteinkörner verdanken wir Th. HARTIG, der dieselben im Jahre 1855 zuerst beschrieben hat. Da sie zum Theil in Wasser löslich sind, beobachtete dieser Autor die Proteinkörner namentlich in Oel oder concentrirtem

Glycerin. Zweckmässiger ist es jedoch in den meisten Fällen die Proteinkörner vor der Beobachtung zu fixiren, was sehr vortheilhaft durch ca. 2% alkoholische Sublimatlösung geschehen kann, die zuerst von PFEFFER (II) zu diesem Zwecke angewandt wurde. Dasselbe lässt sich auch sehr gut durch eine concentrirte Lösung von Pikrinsäure in absolutem Alkohol erreichen, nur werden durch diese die Globoide (s. u.) gelöst. Die mit Pikrinsäure fixirten und gelb gefärbten Proteinkörner lassen sich direct in Canadabalsam conserviren.

Die Proteinkörner erscheinen meist als farblose, mehr oder weniger rundliche Körper, die ungefähr gleiche Lichtbrechung wie Stärkekörner besitzen. Nur in wenigen Fällen sind die Proteinkörner gefärbt; so beschreibt schon HARTIG (I, 109) gelbe, braune, grüne, rosenrothe und blaue Proteinkörner (cf. ferner TRECUL I, 254 und PFEFFER II, 486).

Die Grösse der Proteinkörner ist bei den verschiedenen Pflanzen eine sehr verschiedene; doch sind im Allgemeinen in den stärkeführenden Samen kleinere Proteinkörner enthalten, als in den ölhaltigen. Uebrigens zeigen auch in ein und derselben Zelle die Proteinkörner nicht unerhebliche Grössenunterschiede. Bei einer Anzahl von Pflanzen, wie *Vitis*, *Bertholletia* etc., findet man auch, dass in jeder Zelle ein Proteinkorn enthalten ist, das sich von den übrigen durch viel bedeutendere Grösse unterscheidet (cf. Fig. 16, IV, 3). Dasselbe wurde von Th. HARTIG als Solitär bezeichnet; wie wir noch näher sehen werden, verhalten sich diese Solitäre bei manchen Pflanzen auch bezüglich der in ihnen enthaltenen Einschlüsse abweichend von den übrigen Proteinkörnern.

Ganz eigenartig verhalten sich in dieser Beziehung nach den Untersuchungen von BECK (I, 563) die Samen verschiedener Leguminosen (*Vicia, Faba, Pisum* etc.); dieselben besitzen nämlich am Stiele der Cotyledonen einen grünlich gefärbten Fleck (Aleuronfleck nach BECK), in dem die Epidermiszellen häufig fast ganz von einem einzigen grüngefärbten Proteinkorne erfüllt sein sollen.

Eine genauere Prüfung der Proteinkörner zeigt nun, dass dieselben keineswegs in ihrer ganzen Masse aus einer homogenen Substanz bestehen, dass der Grundmasse derselben vielmehr verschiedenartige Einschlüsse eingebettet sind; diese können sogar in vielen Fällen den bei weitem grössten Theil des Proteinkornes ausmachen. Der äusseren Erscheinung und auch der stofflichen Zusammensetzung nach lassen sich drei verschiedene Arten von Einschlüssen unterscheiden: Proteinkrystalloide, amorphe Globoide und echte Krystalle. Bevor wir jedoch auf diese Körper näher eingehen, wollen wir zunächst die chemischen und morphologischen Eigenschaften der die Einschlüsse umgebenden Grundmasse der Proteinkörner (Hüllmasse nach PFEFFER II) kurz besprechen.

1. Die Grundmasse.

Von PFEFFER (II, 434) wurde zuerst der exacte Nachweis geliefert, dass jedenfalls die grösste Menge der Grundmasse der Proteinkörner durch Proteinstoffe gebildet wird und dass namentlich fettartige, in Alkohol und Aether lösliche Verbindungen in den Proteinkörnern gänzlich fehlen.

Zwischen den verschiedenen Pflanzen bestehen jedoch insofern gewisse Abweichungen, als die Grundmasse bei manchen in Wasser vollkommen löslich ist (*Paeonia, Ricinus*), bei anderen nur zum Theil (*Tropaeolum majus, Pinus pinea*); bei wieder anderen ist die Grundmasse des Proteinkornes ganz unlöslich in Wasser, wie z. B. bei *Elaeis* (cf. PFEFFER II, 447 u. 452).

Nach neueren Untersuchungen von VINES (I—III) verhält sich die Grundmasse der Proteinkörner auch noch gegen andere Reagentien verschieden bei verschiedenen Pflanzen. So ist dieselbe bei manchen Proteinkörnern, die in Wasser unlöslich sind, vollständig löslich in 10 % Natriumchloridlösung *(Lupinus hirsutus)*, bei anderen ist sie dagegen in dem genannten Reagens nur zum Theil löslich. Unter den letzteren sind dann wieder solche, bei denen die Grundmasse in 1 % Sodalösung löslich ist *(Pulmonaria mollis)*, bei anderen ist sie dagegen nur in verdünnter Kalilauge löslich *(Anchusa officinalis)*.

In allen Fällen lässt sich aber die Grundmasse der Proteinkörner durch zum mindesten 12-stündige Behandlung mit sublimathaltigem Alkohol in Wasser unlöslich machen. Das Gleiche lässt sich nach PFEFFER (II, 431) auch durch Eintragen der Proteinkörner in Alkohol, der eine Spur Schwefelsäure enthält, bewirken. Der genannte Autor schliesst hieraus, dass die Löslichkeit der Grundmasse in Wasser durch die Anwesenheit eines Kaliphosphates in denselben hervorgebracht werden soll, das durch die Schwefelsäure zersetzt und unwirksam gemacht wird.

Die Grundmasse der Proteinkörner bleibt jedoch auch nach der Behandlung mit Sublimat noch leicht löslich in verdünnter Kalilauge; diese Fähigkeit verliert sie aber, wenn die Proteinkörner nach der Fixirung mit Sublimat in Wasser gekocht werden.

Ausser den Proteinstoffen scheinen nach den Untersuchungen PFEFFER's (II, 441) in den Proteinkörnern einiger Pflanzen noch geringe Mengen anderer Substanzen enthalten zu sein, die auch nach der Behandlung mit sublimathaltigem Alkohol in Wasser löslich sind. Ueber die chemische Beschaffenheit dieser Stoffe lässt sich jedoch nichts Sicheres angeben.

Von Interesse ist es, dass die Proteinkörner von *Paeonia*, bei denen namentlich in den mittleren Schichten des Endosperms die Grundmasse den bei weiten grössten Theil der Proteinkörner ausmacht, unter Umständen auch Schichtung zeigen können. PFEFFER (II, 499) beobachtete dieselbe namentlich als er Proteinkörner der genannten Pflanzen nach ca. 6-stündiger Digestion mit schwefelsäurehaltigem Alkohol in Wasser brachte. Nach den Untersuchungen von PFEFFER wird diese Schichtung durch das Vorhandensein von 2 verschieden leicht löslichen Proteinstoffen im Korn hervorgebracht.

Nach aussen sowohl als auch gegen die Einschlüsse ist die Grundmasse der Proteinkörner durch ein zartes Häutchen abgegrenzt, das sich durch seine Unlöslichkeit in verdünnten Alkalien und Säuren von der übrigen Substanz des Proteinkornes unterscheidet, wie aber bereits von PFEFFER (II, 449) nachgewiesen wurde, ebenfalls aus eiweissartigen Stoffen besteht. Man kann dasselbe am besten beobachten, wenn man die Grundmasse oder die Einschlüsse durch Zusatz von sehr verdünnter Kalilauge, Essigsäure oder Salzsäure ganz allmählich auflöst.

2. Die Krystalloide.

Die Krystalloide besitzen in den unveränderten Proteinkörnern, die man z. B. in Oel beobachtet, denselben Brechungsindex wie die Grundmasse derselben und heben sich in Folge dessen gar nicht gegen diese ab. Nach der Quellung der Proteinkörner in Wasser treten die Krystalloide aber stets deutlich hervor, da die Grundmasse in Folge stärkerer Wasseraufnahme weit mehr an Dichtigkeit verliert.

Die Krystalloide bestehen, wie leicht durch die bekannten mikrochemischen Reactionen nachgewiesen werden kann, aus Eiweissstoffen; sie sind in Wasser stets unlöslich, werden aber wie die Grundmasse der Proteinkörner von sehr verdünnter Kalilauge leicht gelöst.

Es sind nun übrigens keineswegs in den Proteinkörnern aller Samen Proteinkrystalloide anzutreffen; immerhin sind doch schon eine ganze Anzahl von Pflanzen bekannt, deren Samen krystalloidhaltige Proteinkörner besitzen (cf. Pfeffer II, 489); es verhalten sich in dieser Beziehung oft ganze Familien gleichartig, so sind z. B. alle untersuchten *Coniferen, Euphorbiaceen* und *Cucurbitaceen* durch den Besitz von Proteinkrystalloiden ausgezeichnet. Häufig verhalten sich aber auch systematisch sehr nahe stehende Species in dieser Hinsicht verschieden.

Meist ist nur ein einziges Krystalloid in einem Proteinkorn vorhanden, doch kommen hiervon Ausnahmen vor, so bei *Ricinus*, wo sehr häufig 2 oder 3 Krystalloide in einem Proteinkorn enthalten sind (cf. Fig. 16, I). Sehr zahlreiche Krystalloide finden sich häufig in den Proteinkörnern von *Elaeis*.

Auf die krystallographischen und physikalischen Eigenschaften der Proteinkrystalloide werde ich am Ende dieses Kapitels zu sprechen kommen.

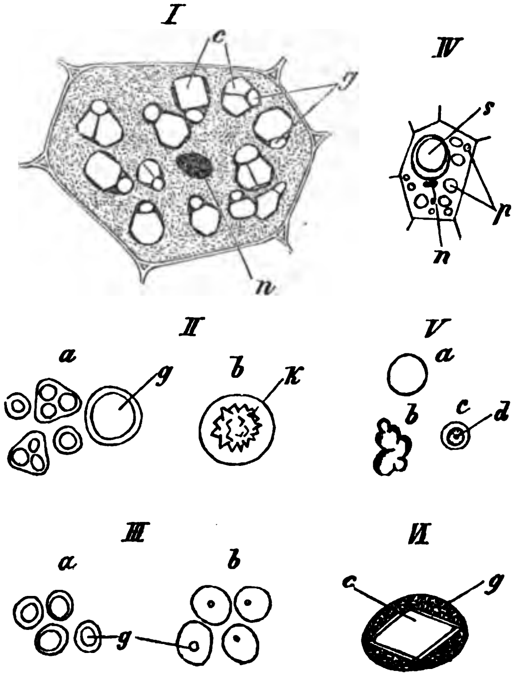


Fig. 16. (B. 552.)

I Endospermzelle von *Ricinus communis*; *c* Krystalloide, *g* Globoide, *n* Zellkern (530). II Proteinkörner von *Silybum marianum*; *a* mit Globoiden (*g*), *b* mit Krystalldruse (*k*) (530). III Proteinkörner von *Paeonia*; *a* aus den äusseren, *b* aus den inneren Schichten, *g* Globoide (530). IV Zelle aus dem Samen von *Vitis vinifera*; *s* Solitär mit Globoid, *p* gewöhnliche Proteinkörner (250). V Globoide aus Proteinkörnern von *Vitis*; *c* mit einer Krystalldruse (*d*) im Innern (250). VI Solitär von *Elaeis guineensis*; *g* Globoide, *c* Krystalloid (250).

3. Die Globoide.

Die Globoide haben bei der Beobachtung in Oel das Aussehen von Vacuolen, weil sie einen geringeren Brechungsindex wie dieses besitzen. Sie lassen sich am besten beobachten, wenn man an entfetteten Präparaten mit sehr verdünnter Kalilauge die Grundmasse des Proteinkornes und eventuell auch die in diesem enthaltenen Krystalloide in Lösung bringt. Es bleiben dann in dem früher von dem Proteinkorn eingenommenen Raume nur die Globoide und Krystalle zurück. Zur Unterscheidung dieser kann verdünnte Essigsäure[1]) mit Vortheil angewendet werden, von der die Globoide leicht gelöst werden, während die alsbald näher zu besprechenden Krystalle in Essigsäure unlöslich sind.

Zu demselben Zwecke kann auch die Untersuchung im polarisirten Lichte dienen, da die amorphen Globoide optisch isotrop sind, die Krystalle aber bei gekreutzten Nicols im Polarisationsmikroskop hell aufleuchten, wie man dies

---

[1]) Es mag an dieser Stelle hervorgehoben werden, dass zur schnellen Lösung der Globoide nur verdünnte (etwa 1 %) Essigsäure dienen kann, da dieselben in concentrirter Essigsäure bedeutend schwerer löslich sind.

z. B. an den grossen Globoiden und Krystallen aus dem Samen von *Vitis vinifera* leicht beobachten kann.

Die Gestalt der Globoide weicht im Allgemeinen nur wenig von der Kugelform ab (cf. Fig. 16, I—III). Bei manchen Pflanzen finden sich jedoch auch sehr mannigfaltig gestaltete Globoide; so zeigen z. B. die von *Bertholletia excelsa* und *Vitis vinifera* (cf. Fig. 16, V, b) häufig biscuitförmige und traubenförmige Gestalten.

Die Grösse der Globoide schwankt zwischen sehr weiten Grenzen. Die grössten Globoide finden sich bei *Vitis vinifera*, wo ihr Durchmesser nach Messungen von Pfeffer (II, 465) 10 μ betragen kann. In anderen Fällen sind sie wieder von unmessbarer Kleinheit, so ist z. B. bei *Elaeis* in der gesammten Grundmasse des Proteinkornes eine grosse Menge winziger Globoide vertheilt (cf. Fig. 16, VI). Dieselben sind hier so klein, dass sie nach Auflösung der Proteinmasse mit verdünnter Kalilauge zum Theil sehr lebhafte Molecularbewegung zeigen. Uebrigens können auch in ein und demselben Samen die Globoide ganz beträchtliche Grössenunterschiede zeigen; so finden sich z. B. im Endosperm von *Paeonia* in den in den äusseren Zellenschichten enthaltenen Proteinkörnern stets sehr grosse Globoide (cf. Fig. 16, III a), während die Globoide in den inneren Schichten stets nur sehr geringe Dimensionen besitzen (Fig. III b).

Die Verbreitung der Globoide ist eine sehr grosse und wenn sie auch nicht in allen Proteinkörnern enthalten sind, so sollen sie doch nach den Untersuchungen von Pfeffer in keinem Samen ganz fehlen. Die Krystalloide führenden Proteinkörner enthalten fast ausnahmslos Globoide; nur bei *Aethusa cynapium* kommen auch Krystalloide und Krystalle in ein und demselben Proteinkorne vor.

Interessant sind noch die grossen Globoide von *Vitis vinifera*, die häufig in ihrem Innern Krystalldrusen enthalten (cf. Fig. 16, V, c).

Die chemische Zusammensetzung der Globoide wurde zuerst von Pfeffer (II, 472 ff.) festgestellt; nach den Untersuchungen dieses Autors bestehen dieselben aus dem Calcium- und Magnesiumsalz einer gepaarten Phosphorsäure mit organischem Paarling.

Die Gegenwart von organischer Substanz in den Globoiden folgt zunächst aus der Thatsache, dass isolirte Globoide beim Glühen auf dem Deckglas sich stark schwärzen. Der nach starkem Glühen schliesslich ganz weiss werdende Rückstand ist unlöslich in Wasser, löst sich aber wie das unversehrte Globoid leicht und ohne Aufbrausen in verdünnten Säuren. Ferner hat Pfeffer (II, 476) die Verwandlung dieses amorphen Rückstandes in die charakteristischen Krystalle von phosphorsaurer Ammonmagnesia nach Zusatz von ammoniakalischer Chlorammoniumlösung beobachtet; hieraus folgt gleichzeitig die Anwesenheit von Phosphorsäure und Magnesia in den Globoiden. Calcium wurde von Pfeffer durch Zusatz einer ammoniakalischen Chlorammonium-Lösung und oxalsaurem Ammonium zu den unveränderten Globoiden nachgewiesen, das die ganz allmähliche Bildung von Calciumoxalat-Krystallen bewirkte.

4. Krystalle.

Echte Krystalle besitzen in den Proteinkörnern eine bedeutend geringere Verbreitung als die Globoide. Sie sind jedoch immerhin noch ziemlich häufig anzutreffen und zwar meist nur in solchen Proteinkörnern, die keine weiteren Einschlüsse enthalten. Auch sind nur ausnahmsweise (z. B. bei *Lupinus luteus* nach Pfeffer II, 467) in ein und derselben Zelle Krystalle und Globoide führende Proteinkörner anzutreffen.

Die Beobachtung der Krystalle gelingt am sichersten in der Weise, dass man zunächst mit sehr verdünnter Kalilauge die Proteinsubstanzen in Lösung bringt und dann durch verdünnte Essigsäure das Globoid auflöst.

Die Krystalle erscheinen meist in Form von Drusen, doch kommen auch nicht selten nadelförmige Krystalle vor, ausnahmsweise auch wohl ausgebildete Prismen oder klinorhombische Tafeln. Bei manchen Pflanzen zeigt der Solitär abweichende Gestalt, so bei *Silybum marianum*, wo sich im Solitär eine grosseKrystalldruse befindet, während die anderen Proteinkörner nadelförmige Krystalle enthalten. Ebenso findet man bei *Lupinus luteus* nur in dem Solitär eine wohlausgebildete rhombische Tafel, während die übrigen Proteinkörner kleine Globoide einschliessen.

Wie namentlich von Pfeffer nachgewiesen wurde, bestehen die Krystalle stets aus Calciumoxalat; auf die zu diesem Nachweis dienenden mikrochemischen Reactionen werden wir alsbald zu sprechen kommen. Bemerken will ich nur noch, dass die Calciumoxalatdrusen in den meisten Fällen einen aus Proteinstoffen bestehenden Kern enthalten, der nach Pfeffer (II, 471) durch Auflösen der Drusen in verdünnter Salzsäure, die etwas Jod aufgelöst enthält, nachgewiesen werden kann.

Entstehung und Auflösung der Proteinkörner.

Die Bildung der Proteinkörner, die ebenfalls von Pfeffer (II, 507) genauer untersucht wurde, beginnt erst zu einer Zeit, wo der Samen bereits seine definitive Grösse erreicht hat: es kann dieselbe auch vor sich gehen, wenn unreife Samen vor der Bildung der Proteinkörner von der Mutterpflanze abgetrennt werden. Die Einschlüsse werden sämmtlich vor der Bildung der Proteinkörner angelegt und erst beim Eintrocknen des Samens scheidet sich die Hüllmasse um diese herum aus. Von Interesse ist es, dass Entstehung und Wachsthum der Krystalloide gleichzeitig erfolgt. Nach Pfeffer hat dies darin seinen Grund, »dass mit der Beseitigung der Kaliphosphate die Proteinstoffe in Wasser unlöslich werden und nun zum Wachsthum der Krystalle verwandt werden können, während das entstehende Erdsalz der gepaarten Phosphorsäure zur Vergrösserung der Globoide dient.«

Die Auflösung der einzelnen Theile des Proteinkornes bei der Keimung geschieht mit sehr verschiedener Geschwindigkeit (cf. Pfeffer II, 529). Die Hüllmasse geht nämlich schon bei der Quellung der Samen im Plasmakörper derselben auf, während die Lösung der Krystalloide etwas langsamer erfolgt, aber doch schon vollendet ist, bevor die Samenlappen aus dem Endosperme hervorbrechen. Die Lösung der Globoide ist dagegen erst beendet, wenn der betreffende Keimling bereits einige Laubblätter entwickelt hat, während die krystallinischen Einschlüsse von oxalsaurem Kalk stets ungelöst bleiben.

2. Die Proteinkrystalloide.

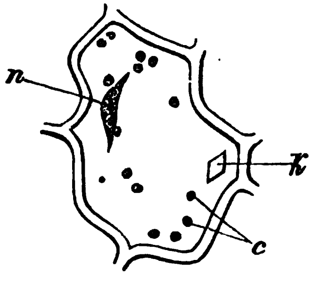
Ausser den bereits früher erwähnten Fällen, wo sich Proteinkrystalloide in besonders differenzirten Organen des Plasmakörpers befinden (im Zellkern cf. pag. 525, in den Chromatophoren pag. 557, in den Proteinkörnern pag. 570), ist nur noch eine geringe Anzahl von Fällen bekannt, wo dieselben direkt dem Cytoplasma eingebettet sind, zum Theil sogar im Zellsaft enthalten sein sollen.

So wurden zuerst von Bailey in den Knollen von *Solanum tuberosum* würfelförmige Körper aufgefunden, von denen Cohn (II) mit Hilfe der bekannten Proteinreactionen nachwies, dass sie aus Eiweissstoffen bestehen. Sie finden sich hier namentlich in den unter den peripherischen Korkschichten gelegenen Zellen, wo sie meist in Form von sehr regelmässigen Hexaëdern auftreten. Ausserdem wurden sie später von Sorauer (I) auch in den jungen Trieben der Kartoffelknollen beobachtet, und zwar sollen bei diesen namentlich in den Köpfchenzellen der schnell vergänglichen Drüsenhaare ein schön ausgebildetes Krystalloid enthalten sein.

Sodann hat G. Kraus (I) in der Epidermis der Blätter von *Polypodium irroides* meist octaëderähnliche Körper aufgefunden, die in allen wesentlichen Reactionen mit den erwähnten Proteinkrystalloiden übereinstimmen (cf. Fig. 17, K). Ueber ihre physiologische Bedeutung fehlt es gänzlich an Anhaltspunkten.

Dasselbe gilt von den neuerdings von Warming (cf. Just, Jahresber. f. 1877, pag. 308) im Embryosack verschiedener *Cycadeen* beschriebenen meist spindelförmigen Gebilden, die jedoch höchst wahrscheinlich ebenfalls als Proteinkrystalloide anzusehen sind.

Proteinkrystalloide sind ferner noch nach den Untersuchungen von F. von Höhnel (I, 589) in den Schleimschläuchen der primären Rinde von *Abies pectinata* und *Nordmanniana* enthalten[1]).



(B. 558.) Fig. 17.
Epidermiszelle der Blattunterseite von *Polypodium irroides*. *K* Proteinkrystalloid, *n* Zellkern, *c* Chloroplasten (250).

Endlich fehlen dieselben aber auch bei den *Thallophyten* nicht. So hat Klein (II), in zahlreichen Meeresalgen Proteinkrystalloide nachgewiesen und zwar namentlich bei Florideen, doch ausserdem auch bei einigen grünen Meeresalgen. Die Krystalloide sind bei diesen Algen nach den Angaben von Berthold (IV, 57) stets im Zellsaft enthalten.

Nicht in diese Kategorie gehören dagegen wohl die erst in den abgetödteten Zellen vieler Florideen durch Reagentienwirkung hervorgerufenen sogenannten Rhodosperminkrystalloide (cf. darüber Klein II.).

Bei Pilzen wurden Proteinkrystalloide ebenfalls zuerst von Klein (III, 337) aufgefunden und zwar in den Stielzellen der Sporangien von *Pilobolus*. Später hat dann van Tieghem (I, 24) nachgewiesen, dass Krystalloide aus eiweissartiger Substanz in den Sporangienstielen fast aller Mucorineen anzutreffen sind und dass sie bei diesen auch in den die Zygospore tragenden Schläuchen vorkommen. Ausserdem fand van Tieghem (I, 32) Proteinkrystalloide nur noch bei einem auf *Mucor* schmarotzenden Ascomyceten, den derselbe als *Dimargaris crystalligena* bezeichnet.

Da die Krystalloide bei den Pilzen wie für *Pilobolus* schon von Klein nachgewiesen und für die übrigen von van Tieghem bestätigt wurde, auch nach der vollständigen Reife der Sporen noch erhalten bleiben, von diesen also jedenfalls niemals aufgenommen werden, so können sie offenbar nicht dieselbe Function wie die Krystalloide der Proteinkörner besitzen; es scheint vielmehr geboten, so lange nicht eine andere Bedeutung derselben nachgewiesen ist, sie mit van Tieghem einfach als Sekrete zu betrachten. Anders scheinen sich jedoch die Proteinkrystalloide der Algen zu verhalten; wenigstens beobachtete Klein (II, 28) bei *Acetabularia* eine Auflösung derselben zur Zeit der Sporenreife.

---

[1]) Erwähnt werden mögen an dieser Stelle auch die von Molisch (I) als Proteinkörper bezeichneten theils spindelförmigen, theils auch ringförmigen Gebilde, die dieser Autor in der Epidermis verschiedener *Epiphyllum* spec. aufgefunden hat. Ihre chemische Zusammensetzung lässt sich leider nach den von Molisch angeführten Reactionen nicht bestimmen; doch ist aus ihrer Löslichkeit in absolutem Alkohol und Aether zu schliessen, dass sie nicht aus Proteinstoffen bestehen.

Erwähnen will ich noch, dass van Tieghem die Substanz der Krystalloide der Pilze als Mucorin bezeichnet, ohne jedoch irgend welche genaueren Angaben über die speciellen Eigenschaften des Mucorins machen zu können.

Physikalische Eigenschaften der Proteinkrystalloide.

In ihren physikalischen Eigenschaften stimmen die Proteinkrystalloide in vieler Beziehung mit den echten Krystallen vollkommen überein und sind auch häufig mit der grösstmöglichen Regelmässigkeit ausgebildet; sie unterscheiden sich von diesen aber namentlich durch ihre Quellungsfähigkeit und durch die nicht vollkommene Constanz der an ihnen auftretenden Winkel. Diese Unterschiede scheinen mir denn auch wichtig genug, um die von Naegeli eingeführte Bezeichnung derselben als Krystalloide zu rechtfertigen; ich will jedoch bemerken, dass namentlich in der neuesten Zeit verschiedene Autoren die Proteinkrystalloide wieder als Eiweisskrystalle bezeichnen.

Was nun zunächst die Gestalt und krystallographischen Eigenschaften der Proteinkrystalloide anlangt, so wurde bereits bemerkt, dass die be echten Krystallen unter gleichen äusseren Bedingungen bekanntlich stets constanten Winkel bei den Krystalloiden häufig eine gewisse Inconstanz zeigen. Zuerst wurde diese Thatsache von Naegeli (VI) nachgewiesen, ebenso hat dann auch Schimper (VI, 135) bei den Krystalloiden aus dem Samen von *Musa Hillii* Winkelschwankungen, die jedenfalls ausserhalb der Grenzen der Beobachtungsfehler lagen, constatirt. Immerhin betragen diese Schwankungen doch stets nur wenige Grade, und es stimmen die Krystalloide im Uebrigen mit den echten Krystallen der Form nach vollkommen überein.

Bei einigen Krystalloiden ist es sogar möglich gewesen, das Krystallsystem, dem sie einzuordnen wären, festzustellen; bei den meisten sind allerdings wegen ihrer Kleinheit und unregelmässigen Ausbildung genauere Bestimmungen noch nicht gelungen.

Genauer bekannt sind bis jetzt namentlich durch die Untersuchungen von Schimper (VI) reguläre und hexagonale Formen.

Dem regulären Krystallsystem gehören einerseits die Krystalloide aus verschiedenen Proteinkörnern (*Ricinus*, *Viola* etc.), andererseits diejenigen der Kartoffelknollen an, und zwar sind bei beiden auch tetraëdrisch-hemiëdrische Formen beobachtet. Die Krystalloide der Kartoffelknollen besitzen jedoch am häufigsten Würfelgestalt, nur ausnahmsweise finden sich an ihnen Octaëderflächen oder die Flächen eines Tetraëders. Die in den Proteinkörnern enthaltenen Krystalloide besitzen dagegen meist Octaëderform, häufig abgestumpft durch Hexaëderflächen, doch sollen nach Schimper bei *Ricinus* häufig auch Tetraëderflächen auftreten.

Unter den hexagonalen Krystalloiden unterscheidet Schimper drei verschiedene Arten, die jedoch sämmtlich der rhomboëdrischen Hemiëdrie angehören.

Zu den Krystalloiden der ersten Art gehören die aus dem Samen von *Bertholletia* und zahlreichen anderen Pflanzen; bei ihnen findet sich namentlich ein Rhomboëder sehr häufig, bei dem der spitze Winkel der Flächen nahezu 60° (60,5° nach Schimper) beträgt. Häufig ist dieses Rhomboëder auch mit der Basis combinirt, solche Krystalloide können dem regulären Octaëder sehr ähnlich werden. Endlich findet sich bei den Krystalloiden dieser Art auch ein zweites Rhomboëder, das dem regulären Hexaëder vollkommen gleicht. Die Krystalloide dieser Art sind optisch positiv, doch ist die Doppelbrechung derselben verhältnissmässig sehr schwach.

Zu den Krystalloiden der zweiten Art rechnet Schimper die aus dem Samen von *Musa Hillii;* bei diesen ist namentlich die Combination des Rhomboëders mit der Basis sehr häufig. Dieselben sind ebenfalls optisch positiv.

Optisch negativ sind dagegen die Proteinkrystalloide aus dem Samen von *Sparganium ramosum,* die sonst den Krystalloiden der ersten Art vollkommen gleichen.

Die übrigen Proteinkrystalloide sind in krystallographischer Hinsicht noch nicht mit der genügenden Sorgfalt erforscht; wahrscheinlich ist es jedoch nach den vorliegenden Untersuchungen, dass dieselben zum grössten Theile dem regulären, zum Theil aber auch dem rhombischen Krystallsystem angehören.

Von besonderem Interesse sind die Quellungserscheinungen der Krystalloide. Da ich jedoch im zweiten Abschnitte die Mechanik der Quellung oder Imbibition ausführlich besprechen werde, will ich hier nur hervorheben, dass die Quellung in einer begrenzten Wasseraufnahme besteht, dass aber gleichzeitig mit dem aufgenommenen Wasser auch in diesem gelöste Substanzen in die quellungsfähigen Körper einzudringen vermögen. So ist es denn auch z. B. erklärlich, dass die Krystalloide von Farbstoffen, wie Eosin, ganz durchdrungen werden können, was natürlich bei echten Krystallen nicht möglich ist.

Es ist ferner eine bei quellungsfähigen Körpern häufig zu beobachtende Erscheinung, dass die Menge des eingelagerten Wassers in verschiedenen Richtungen ungleich ist. Bei den Krystalloiden müssen dann natürlich mit der Quellung auch die Winkel sich ändern. So hat denn auch bereits Naegeli (IV) Winkeländerungen von mehreren Graden während der Quellung eintreten sehen.

Von Interesse ist es jedoch, dass nach Schimper's Untersuchungen (VI, 149) durch die Quellung die Symmetrieverhältnisse der betreffenden Krystalloide nicht gestört werden. Die bei der Quellung eintretende Ausdehnung der Krystalloide stimmt somit in ihrer äusseren Erscheinung mit der Wärmeausdehnung der echten Krystalle überein.

Es leuchtet ein, dass nach Obigem bei den regulären Krystalloiden Winkeländerungen überhaupt nicht eintreten können, und in der That hat denn auch Schimper bei den regulären Krystalloiden von *Ricinus* beobachtet, dass diese sich auch bei der starken Quellung in sehr verdünnter Salzsäure in allen Richtungen gleich stark ausdehnen.

Bei den hexagonalen Krystallen muss ferner in der Richtung senkrecht zur Hauptachse die Quellung überall gleich stark sein, was auch nach den von Schimper an den Krystalloiden von *Musa Hillii* ausgeführten Messungen vollkommen zutrifft. Offenbar kann aber die Quellungsfähigkeit in der Richtung der Hauptachse eine andere sein, als in den dazu senkrechten Richtungen, so hat denn auch in der That Schimper beobachtet, dass sich an den Krystalloiden der Paranuss bei der Quellung in sehr verdünnter Salzsäure die grössere Diagonale der Rhomboëderflächen um 70 § ausdehnte, während bei der kleineren Diagonale keine Aenderung zu constatiren war; die bei einer solchen Quellung eintretenden Winkeländerungen betragen nach den Berechnungen von Schimper über 20°, das Achsenverhältniss änderte sich von 1:2,4 zu 1:4,1. Noch auffallendere mit der Quellung verbundene Gestaltveränderungen beobachtete Dufour (I, 17) an den Krystalloiden der Samen verschiedener Cupressineen (namentlich *Chamaecyparis sphaeroidea).* Dieselben dehnten sich in verdünnter Kalilauge um mehr als das neunfache ihrer ursprünglichen Länge aus, während die Breite derselben sich nicht merklich änderte. Leider ist es diesem Autor in Folge der Kleinheit und unregelmässigen

Ausbildung der betreffenden Krystalloide nicht möglich gewesen, dass Krystallsystem derselben sicher festzustellen.

Was das optische Verhalten der Krystalloide anlangt, so wurde bereits mitgetheilt, dass die regulären isotrop, die hexagonalen aber schwach doppelbrechend sind. Erwähnt mag jedoch noch werden, dass zwischen den optischen Eigenschaften und dem Quellungsstadium eine zur Zeit noch gänzlich unerklärliche Beziehung besteht. Es wurde nämlich schon von SCHIMPER (VI, 154) beobachtet, dass bei den Krystalloiden von *Musa* und *Sparganium* die Anisotropie mit der Quellung in Wasser ganz bedeutend zunimmt, während die Krystalloide der Paranuss durch die Quellung in ihren optischen Eigenschaften nicht geändert werden oder sogar an Doppelbrechung verlieren. Nach DUFOUR (I) sollen die Krystalloide aus dem Samen von *Chamaecyparis* im ungequollenen Zustande sogar vollkommen isotrop sein und erst bei der Quellung anisotrop werden, und zwar soll bei ihnen die Richtung der stärksten Quellung mit der kleinsten Achse des optischen Elasticitätsellipsoids zusammenfallen.

Ebenso wie die Stärkekörner und Zellmembranen zeigen die Krystalloide in einigen Fällen eine deutliche Schichtung. Dieselbe wurde von KLEIN (II, 36) bei den Krystalloiden von *Dasycladus clavaeformis* und von SCHIMPER (VI, 157) namentlich bei den Krystalloiden von *Musa* beobachtet. Die Schichtung tritt bei diesen schon bei der Quellung in reinem Wasser hervor, verschwindet aber vollständig wieder, wenn man die betreffenden Krystalloide eintrocknen lässt. Bei anderen Krystalloiden, wie z. B. denen der Kartoffel, wird die Schichtung erst nach stärkerer Quellung, wie sie z. B. durch verdünnte Kalilauge bewirkt wird, sichtbar. Aus dem Gesagten folgt, dass die Schichtung der Krystalloide nur dadurch hervorgebracht werden kann, dass in ihnen Schichten von ungleicher Quellungsfähigkeit mit einander abwechseln.

Kapitel 12.

Die Stärkekörner und verwandte Körper.

1. Die Stärkekörner.

1. Verbreitung. Während die im vorigen Kapitel besprochenen Proteïnkörner als Reservestoffe für den Plasmakörper aufzufassen sind, liefern die Stärkekörner das zum Aufbau der Cellulosemembran nothwendige Material. Ausserdem wird aber auch jedenfalls ein grosser Theil der in den verschiedenen Geweben angehäuften Stärkemengen zur Bildung der Proteïnstoffe und besonders zur Unterhaltung der Athmung, der Kraftquelle der Pflanze, verbraucht.

Im Gegensatz zu den Proteïnkörnern sind nun die Stärkekörner durch eine viel allgemeinere Verbreitung ausgezeichnet. Sie fehlen gänzlich nur in der grossen Klasse der Pilze, ferner bei den *Phycochromaceen*, *Diatomeen*, *Phaeophyceen* und *Rhodophyceen* und bei einigen wenigen grünen Algen (cf. SCHMITZ VIII, 144).

Bei den übrigen Pflanzen ist nun die Stärke in den verschiedenartigsten Geweben zu finden, soweit dieselben wenigstens aus lebensfähigen Zellen bestehen. Sie ist zunächst sehr verbreitet in den Reservestoffe speichernden Zellen der Samen und perennirenden Pflanzentheile. Speciell in den reifen Samen wird allerdings in den meisten Fällen (nach NAEGELI (V, 378) bei $\frac{9}{10}$ der untersuchten Gattungen) die Stärke durch fettes Oel ersetzt; und zwar können sich in dieser Beziehung auch die verschiedenen Theile ein und desselben Samens, wie namentlich Endosperm und Embryo, verschieden verhalten und entweder nur fettes Oel oder vorwiegend Stärke führen. Doch herrscht in dem Samen ein und derselben Art stets vollständige Constanz bezüglich der Vertheilung von Stärke und Oel, und es verhalten sich in dieser Hinsicht auch systematisch verwandte Gattungen meist gleichartig. In den Sporen der Kryptogamen ist fast ausnahmslos fettes Oel als einziger stickstofffreier Reservestoff anzutreffen; ebenso wurde in den Pollenkörnern nur bei einigen wenigen Pflanzen von NAEGELI (V, 388) Stärke gefunden.

Ausser in den Reservestoffe speichernden Zellen findet sich sodann Stärke sehr häufig in den lebhaft wachsenden Organen und in den Leitungsbahnen der Kohlehydrate, wo sie als »transitorische Stärke« eine allzu starke Anhäufung der löslichen Kohlehydrate verhindert, wenn die Zuleitung der Letzteren aus den assimilirenden Organen oder aus den Reservestoffbehältern schneller erfolgt, als der Verbrauch oder die Ableitung derselben. Aus analogen Gründen findet man endlich auch in sehr vielen Fällen eine Anhäufung von Stärke in dem Assimilationsgewebe selbst, sobald durch Assimilation in diesem eine grössere Menge von Kohlehydraten gebildet wird, als in gleicher Zeit fortgeleitet werden kann.

2. Gestalt. Die Gestalt der Stärkekörner zeigt bei den verschiedenen Pflanzen eine sehr grosse Mannigfaltigkeit, wie dies namentlich aus der grossen Monographie der Stärkekörner von C. v. NAEGELI (V) ersichtlich ist. In dem nämlichen Organe ein und derselben Pflanzenart werden jedoch abgesehen von den verschiedenen Entwicklungsstadien nur geringe und innerhalb ganz bestimmter Grenzen liegende Schwankungen in der Form der Stärkekörner angetroffen, und es sind in vielen Fällen nicht nur Arten und Gattungen, sondern auch ganze Familien durch charakteristische Gestalt der Stärkekörner ausgezeichnet.

Namentlich unter den Stärkekörnern von geringer Grösse sind nun solche, die die denkbar regelmässigste Gestalt, die Kugelform, besitzen, häufig anzutreffen; dagegen findet man nur selten grössere genau- oder auch nur annähernd kugelförmige Körner. Häufiger sind unter diesen linsenförmig zusammengedrückte und ovale Formen; so sind z. B. in den reifen Oosporen der Characeen grosse, linsenförmige, in den Samen der meisten Papilionaceen ovale Stärkekörner enthalten (cf. Fig. 18, I und II). Nicht selten sind auch noch bedeutend mehr in die Länge gestreckte, stab- oder spindelförmige Stärkekörner zu finden, so z. B. in der Wurzel von *Alpinia chinensis* (Galangawurzel), wie aus Fig. 18, XI, ersichtlich ist. Die grösste Verbreitung besitzen jedoch unter den Stärkekörnern von einiger Grösse die abgerundete Kegelform und die Keilform, zu diesen gehören z. B. die bekannten Stärkekörner der Kartoffel und die in Fig. 18, IV und V, abgebildeten Stärkekörner aus dem Rhizom von *Canna Warszewiczii*.

Bei manchen Pflanzen finden sich auch an den Stärkekörnern dieser Art an einer oder verschiedenen Stellen buckelartige Erhebungen, wie z. B. an den Fig. 18, VI abgebildeten Stärkekörnern aus den Schuppen von *Lathraea squamaria*.

Die merkwürdigsten Gestalten zeigen jedoch die Stärkekörner, die im Milchsaft der tropischen Euphorbiaceen enthalten sind; dieselben sind z. Th. einfach stabförmig in die Länge gestreckt, z. Th. an den Enden derartig angeschwollen, dass man sie mit Recht als knochenförmig bezeichnet hat (cf. Fig. 18, X).

Es verdient noch an dieser Stelle hervorgehoben zu werden, dass die

Stärkekörner, wenn sie innerhalb einer Zelle oder eines Chromatophors dicht aneinander stossen, sich häufig gegeneinander abplatten und in Folge dessen in vielen Fällen fast ganz von ebenen Flächen begrenzt sein können. Ein prägnantes Beispiel dieser Art bieten z. B. die Endospermzellen von *Zea Mays*, die im reifen Samen fast ganz von polyëdrischen Stärkekörnern erfüllt sind, die nur durch ganz zarte Plasmaplatten von einander getrennt werden (cf. Fig. 18, III).

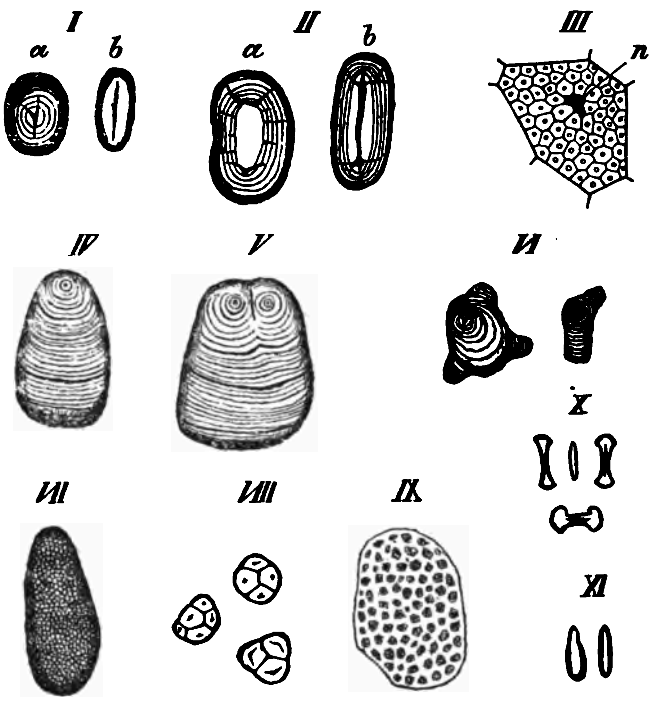


Fig. 18. (B. 554.)

I Stärkekorn aus einem reifen Oogonium von *Chara foetida* (150). II Id. aus dem Samen von *Pisum sativum* (250). III Endospermzelle von *Zea Mays; n* Zellkern (150). IV und V Stärkekörner aus der Knolle von *Canna Warszewiczii* (250). VI Id. aus den Schuppen von *Lathraea squamaria* (150). VII Zusammengesetztes Stärkekorn aus dem Samen von *Chenopodium Quinoa* (530). VIII Id. aus der Sassaparillwurzel (250). IX Id. aus dem Samen v. *Tinnantia fugax* (530). X Stärkekörner aus dem Milchsaft von *Euphorbia splendens* (150). XI Id. aus dem Wurzelstock v. *Alpinia Galanga* (140).

Nicht selten findet man auch, dass eine Anzahl mehr oder weniger polyedrischer Körner zusammen ein abgerundetes Ganze bilden; man bezeichnet dann diesen Complex als zusammengesetztes Stärkekorn und die Theile, aus denen dasselbe besteht, als Theilkörner. Die Zahl und Grösse der Theilkörner kann sehr verschieden sein; so sind z. B. in Fig. 18, VIII zusammengesetzte Stärkekörner aus der Sassaparillwurzel dargestellt, die aus 3—5 Theilkörnern bestehen, während bei dem Fig. 18, VII abgebildeten Stärkekorn aus dem Samen von *Chenopodium Quinoa* die Zahl der Theilkörner eine ganz bedeutende ist. Nach Berechnungen von Naegeli (V, 14) kommen bei dieser Pflanze Stärkekörner mit 14000 Theilkörnern vor. Noch grösser ist die Zahl der Theilkörner bei den Stärkekörnern aus dem Samen von *Spinacia glabra*, die nach Naegeli bis 30000 betragen kann.

Der Zusammenhang zwischen den einzelnen Theilkörnern ist im Allgemeinen ein sehr lockerer, sodass die zusammengesetzten Stärkekörner meist schon durch mässigen Druck in diese zerlegt werden können, und auch häufig schon bei unvorsichtiger Präparation ganz auseinander fallen. In manchen Fällen ist jedoch die Verwachsung der Stärkekörner eine so innige, dass die Trennungslinien zwischen den einzelnen Theilkörnern meist gar nicht mehr wahrnehmbar sind. Dies ist z. B., w [illegible] Naegeli (V, 477) beobachtet wurde, bei den im Samen der Com [illegible] tenen Stärkekörnern der Fall. Diese erhalten dadurch, dass in ihnen ausserdem der Kern der Theilkörner gerade sehr deutlich hervortritt, ein eigenartiges Aussehen, das man am besten mit einem Querschnitt durch ein Bastbündel vergleichen kann (cf. Fig. 18, IX).

Ein ähnliches Bild geben nach den Beobachtungen von STRASBURGER (I, 155) auch die in den reifen Macrosporen von *Marsilia salvatrix* und *M. macrocarpa* enthaltenen Stärkekörner. Dasselbe wird bei diesen aber dadurch hervorgebracht, dass die ganze Oberfläche dieser Stärkekörner mit halbkugelförmigen Vertiefungen bedeckt ist, sodass die zwischenliegenden Leisten ein regelmässiges Netzwerk bilden. Eine ähnliche Oberflächenbeschaffenheit hatte übrigens schon NAEGELI (V, 126) bei verschiedenen Pflanzen beobachtet, aber auf eine ungleichmässige Auflösung zurückgeführt. Gegen eine solche Deutung bei den Stärkekörnern von *Marsilia* spricht jedoch, wie von STRASBURGER hervorgehoben wird, die grosse Regelmässigkeit, mit der die beschriebene Structur an allen Stärkekörnern der betreffenden Sporen zu beobachten ist; ausserdem konnte STRASBURGER eine den netzförmigen Leisten vollkommen entsprechende Anordnung der Mikrosomen in dem die noch nicht vollkommen ausgebildeten Stärkekörner umgebenden Cytoplasma beobachten, in dem, beiläufig bemerkt, nach STRASBURGER Chromatophoren nicht enthalten sein sollen.

3. Schichtung. Als Schichtung bezeichnet man die namentlich an den meisten grösseren Stärkekörnern bei der Beobachtung in Wasser deutlich hervortretende schalige Structur derselben. Dieselbe wird dadurch hervorgebracht, dass im Korne Schichten von verschiedener Lichtbrechung mit einander abwechseln, die natürlich bei der mikroskopischen Beobachtung verschieden hell erscheinen und meist deutlich abwechselnd einen röthlichen und bläulichen Schimmer zeigen. Die Schichten mit geringerer Lichtbrechung, die einen röthlichen Schimmer besitzen, werden gewöhnlich als die »weichen,« die mit bläulichem Schimmer als die »dichten« Schichten bezeichnet.

Es verdient nun zunächst hervorgehoben zu werden, dass die äusserste Schicht der Stärkekörner in jedem Altersstadium derselben stets eine dichte ist und dass bei unverletzten Stärkekörnern höchst wahrscheinlich niemals weiche Schichten die Oberfläche berühren. Dahingegen besteht die innerste Partie aller grösseren und deutlich geschichteten Stärkekörner stets aus weicher Substanz. Bei vielen Stärkekörnern hebt sich sogar lediglich diese innere durch schwache Lichtbrechung ausgezeichnete Partie des Stärkekornes deutlich ab; man bezeichnet dieselbe gewöhnlich als den Kern des Stärkekorns. Bei einer grossen Zahl von Stärkekörnern ist jedoch weder Schichtung noch ein Kern wahrzunehmen und zwar giebt es auch ziemlich grosse Stärkekörner, die selbst bei den stärksten Vergrösserungen vollkommen homogen erscheinen; bei diesen kann namentlich das optische Verhalten über die feinere Structur Aufschluss geben.

Was nun die Gestalt und Gruppirung der einzelnen Schichten bei den verschiedenen Stärkekörnern anlangt, so bilden dieselben bei den kugelförmigen Stärkekörnern um den Mittelpunkt derselben herum concentrische Kugelschalen; bei diesen fällt also das Schichtencentrum oder der Kern mit dem mathematischen Mittelpunkte des Stärkekornes zusammen. Aehnlich verhalten sich auch die linsenförmigen und ovalen Stärkekörner, die meist auch einen entsprechend gestalteten Kern besitzen, während die Schichtendicke überall annähernd gleich ist (cf. Fig. 18, I und II). Bei den kegel- und keilförmigen Stärkekörnern nimmt dagegen das Schichtencentrum stets eine mehr oder weniger excentrische Lage ein (cf. Fig. 18, IV), und man kann bei diesen somit zwischen dem organischen Mittelpunkte des Kornes, dem Kerne, und dem mathematischen Mittelpunkte unterscheiden. Der erstere kann nun sowohl dem spitzeren, als auch dem stumpferen Ende des Stärkekorns mehr genähert sein.

Die einzelnen Schichten müssen offenbar bei den excentrisch gebauten Stärkekörnern auf der dem Schichtencentrum abgekehrten Seite derselben eine viel bedeutendere Dicke besitzen als in den diametral gegenüberliegenden Partien. Namentlich bei stark excentrisch gebauten Stärkekörnern findet man jedoch sehr häufig, dass nicht alle Schichten vollkommen geschlossene Figuren, die den Kern vollständig einschliessen, bilden, sondern vielmehr zum Theil nur Kugelschalen oder mehr oder weniger gekrümmte Scheiben darstellen. Diese unvollständigen Schichten bestehen jedoch sicher in den meisten Fällen aus weicher Substanz, und es ist zur Zeit noch nicht mit voller Sicherheit die Frage entschieden, ob die äusserste dichte Schicht der Stärkekörner nicht stets eine geschlossene Figur darstellt; denn wenn es auch bei den stark excentrischen Stärkekörnern, wie z. B. denen von *Canna* oder *Phajus*, häufig den Anschein hat, als wenn auch die meisten weichen Schichten vollständig bis zum Rande gingen, so lässt sich doch in Folge der starken Lichtbrechung am Rande eine unzweifelhafte Beobachtung in dieser Hinsicht nicht gewinnen. Das alsbald eingehender zu besprechende optische Verhalten dieser Stärkekörner spricht denn auch dafür, dass die Schichten am äussersten Rande zum mindesten stark umgebogen sind.

Namentlich bei den excentrischen Stärkekörnern wird endlich noch dadurch in vielen Fällen eine weitere Complication der Schichtung herbeigeführt, dass in einem Korne mehrere Kerne enthalten sind, die zunächst jeder für sich von einer mehr oder weniger grossen Anzahl von Schichten umgeben sind, auf die dann schliesslich dem ganzen Korne gemeinsame Schichten folgen (cf. Fig. 18, V). Naegeli bezeichnet diese Stärkekörner zum Unterschiede von den bereits erwähnten zusammengesetzten Körnern, bei denen gemeinsame Schichten stets fehlen, als halbzusammengesetzte Stärkekörner.

Die Ursache der Schichtung haben wir nach der bis vor Kurzem allgemein anerkannten Theorie von Naegeli in dem verschiedenen Wassergehalt der einzelnen Schichten zu sehen und zwar müssen danach die weicheren, röthlich erscheinenden Schichten wasserreicher, die dichteren wasserärmer sein. Einen Beweis für die Richtigkeit dieser Theorie können wir mit Naegeli in der Thatsache erblicken, dass trockene Stärkekörner keine Schichtung zeigen.[1] Man kann sich hiervon leicht überzeugen, wenn man ausgetrocknete Stärkekörner von *Canna* oder *Solanum tuberosum*, die im feuchten Zustande durch starke Schichtung ausgezeichnet sind, in concentrirtem Glycerin oder besser in Nelkenöl oder Canadabalsam beobachtet. Man wird dann selbst mit den besten optischen Hilfsmitteln keine Schichtung mehr nachzuweisen im Stande sein. Dass dies jedoch kein durch das abweichende Lichtbrechungsvermögen der Einschlussmittel hervorgebrachter rein optischer Effekt sein kann, ist wohl eigentlich selbstverständlich, geht aber auch daraus mit voller Evidenz hervor, dass Stärkekörner, wenn sie feucht in Oel oder Canadabalsam eingebettet werden, die Schichtung deutlich zeigen; ferner kann man sich auch bei den in Glycerin liegenden Stärkekörnern deutlich davon überzeugen, dass bei Wasserzutritt die Schichtung stets gleichzeitig mit der Quellung deutlich sichtbar wird.

---

[1] Die Richtigkeit der von Naegeli (V, 51) mitgetheilten Beobachtung, dass die Schichtung auch in absolutem Alkohol verschwinden soll, ist neuerdings von Strasburger (I, 151) bestritten worden, der auch nach längerem Aufenthalt in absolutem Alkohol eine deutliche Schichtung an den Stärkekörnern beobachtet hat. Dies würde jedoch gegen obige Theorie nichts beweisen, da einerseits zweifelhaft ist, ob absoluter Alkohol der Stärke alles Wasser zu entziehen vermag und auf der anderen Seite auch die Möglichkeit einer geringen Imbibition von wasserfreiem Alkohol keineswegs ausgeschlossen ist.

Es kann somit als eine vollkommen sichergestellte Thatsache gelten, dass die Schichtung erst durch die Wasseraufnahme hervorgerufen wird und somit nur auf einer ungleichen Quellungsfähigkeit der verschiedenen Schichten beruhen kann.

Ich will jedoch an dieser Stelle erwähnen, dass neuerdings mehrfach abweichende Ansichten von verschiedenen Autoren vertheidigt sind. So hat zuerst SCHIMPER (V) die Ansicht ausgesprochen, dass die Stärkekörner als Sphaerokrystalloide aufzufassen seien und A. MEYER (III) hat dann später die Schichtung der Sphaerokrystalle und Stärkekörner für identisch erklärt. Nun beruht aber die Schichtung der Sphaerokrystalle, die an diesen durch einen periodischen Wechsel der Krystallisationsbedingungen hervorgebracht wird, darauf, dass in demselben compacte mit porösen Schichten abwechseln, von denen die letzeren aus radial angeordneten Nadeln bestehen.[1]) Von diesem Bau der Sphaerokrystalle kann man sich, wenigstens bei denen des Inulins, leicht überzeugen, wenn man Schnitte durch grössere Sphaerokrystalle austrocknen lässt, es dringt dann, wie dies übrigens schon von NAEGELI und SCHWENDENER (I, 422) für die Sphaerokrystalle von *Acetabularia* angegeben wird, Luft zwischen die einzelnen Nadeln ein und lässt die porösen Schichten mehr oder weniger dunkel erscheinen, während die zwischenliegenden Schichten vollkommen durchsichtig bleiben. Aehnliche Verhältnisse liegen nun aber bei den Stärkekörnern offenbar nicht vor.

Ebenso scheinen mir nun ferner auch die von STRASBURGER (I, 147—166) entwickelten Anschauungen über das Wesen der Schichtung der nöthigen mechanischen Klarheit zu entbehren. Nach diesen soll ein regelmässiger Wechsel wasserärmerer und wasserreicherer Schichten im Stärkekorn überhaupt nicht vorhanden sein. Es soll vielmehr das ganze Stärkekorn aus einzelnen Lamellen sich aufbauen, »die sich mehr oder weniger vollständig gleichen.« Die Berührungsflächen (Adhäsionsflächen) dieser Lamellen sollen sich aber nach STRASBURGER als dunkele Linien abheben und zwar sollen die dunkleren Linien längere Pausen in der Schichtenbildung andeuten. Nur ausnahmsweise sollen auch optische Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Lamellen oder Lamellencomplexen den optischen Effekt verstärken.

Wodurch nun aber in den gewöhnlichen Fällen die dunkelen Linien zwischen den einzelnen Lamellen hervorgerufen werden, ist mir leider aus den STRASBURGER'schen Erörterungen nicht klar geworden. Offenbar kann doch aber zwischen 2 Lamellen von gleicher optischer Dichtigkeit, wenn dieselben auch zu noch so verschiedener Zeit entstanden sein mögen, nur dann eine dunkele Linie auftreten, wenn sich zwischen denselben eine Substanz von abweichender Lichtbrechung befindet, und man könnte doch wohl allein die Annahme machen, dass zwischen den einzelnen Lamellen Wasserschichten vorhanden wären; diese müssten aber doch um den beobachteten optischen Effect hervorrufen zu können, eine so beträchtliche Dicke haben, dass ein fester Zusammenhang zwischen den einzelnen Schichten gar nicht möglich wäre. Endlich habe ich auch für die Thatsache, dass die Schichtung beim Austrocknen der Stärkekörner verschwindet und bei mässiger Quellung am deutlichsten ist, in den STRASBURGER'schen Deductionen vergeblich nach einer Erklärung gesucht.

Im Anschluss an die Schichtung will ich noch bemerken, dass an den Stärkekörnern auch in tangentialer Richtung geringe Verschiedenheiten vorzukommen scheinen. Dieselben lassen sich zwar am unveränderten Korn nicht beobachten; schon NAEGELI (V, 62) hatte jedoch aus gewissen Auflösungserscheinungen der

---

[1]) HANSEN (IV) unterscheidet allerdings bei den Sphaerokrystallen zwischen amorphen und krystallinischen Schichten. Ich muss jedoch beide für krystallinisch halten, da ich mich an feinen Schichten von Inulinsphaerokrystallen sicher davon überzeugen konnte, dass nicht nur beide Schichten optisch anisotrop sind, sondern auch die gleiche Orientirung des optischen Elasticitätsellipsoids zeigen.

Stärkekörner auf Verschiedenheiten in der Substanz der einzelnen Schichten geschlossen. Neuerdings hat Strasburger (I, 149) beobachtet, dass die Stärkekörner von *Phajus grandifolius* bei ganz allmählicher Quellung in verdünnter Kalilauge in einem gewissen Stadium eine feine radiale Structur erkennen lassen, die nach den Ausführungen des genannten Autors nicht auf feine Risse zurückgeführt werden kann. Aehnliche Beobachtungen hat neuerdings auch A. Meyer (V) gemacht.

4. Optisches Verhalten. Die Untersuchung der Stärkekörner mit Hilfe des Polarisationsmikroskops hat ergeben, dass bei denselben die eine Achse des optischen Elasticitätsellipsoides stets senkrecht auf der Schichtung steht, während die beiden anderen Achsen in die Ebene der Schichtung fallen, höchst wahrscheinlich aber unter sich gleich sind. Die Stärkekörner verhalten sich also in optischer Beziehung ganz so, als wenn sie aus einachsigen Krystallnadeln zusammengesetzt wären.

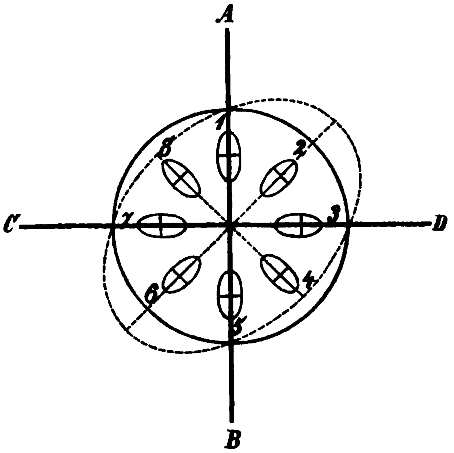


Fig. 19. (B. 555.)

Zur Erklärung des optischen Effektes der Stärkekörner mag die beistehende Fig. 19 dienen, in der der grosse Kreis einen Medianschnitt durch ein centrisches Stärkekorn, die Ellipsen 1—8 die Orientirung der Elasticitätsellipsen in den betreffenden Partien und die Linien AB und CD die Polarisationsebenen der beiden (gekreuzten) Nicols angeben sollen. Es leuchtet zunächst ein, dass die Achsen der Ellipsen 1, 3, 5 u. 7 mit den Polarisationsebenen der Nicols zusammenfallen; in diesen Partien wird also das Stärkekorn nicht verändernd auf das polarisirte Licht einwirken, und es muss dasselbe hier also auch wie das Gesichtsfeld dunkel erscheinen. Dagegen bilden nun aber die Achsen der zwischenliegenden Ellipsen 2, 4, 6 u. 8 Winkel von 45° mit den Polarisationsebenen der Nicols und es müssen sich diese Partien ganz so verhalten wie ein in Diagonalstellung befindliches Gypsplättchen und je nach ihrer Dicke höhere oder niedere Farben der Newton'schen Farbenscala zeigen. Die zwischenliegenden Partien werden endlich aus naheliegenden Gründen entsprechende Uebergangsfarben zeigen müssen. Als Gesammtbild erhalten wir also ein helles vierarmiges Kreuz, dessen Arme mit den Polarisationsebenen der Nicols Winkel von 45° bilden.

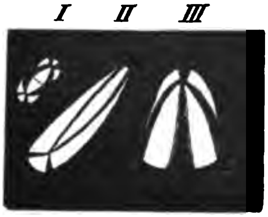
Ein ganz ähnliches Bild erhält man natürlich nach Einschaltung eines Gypsplättchens in Diagonalstellung. Nur werden dann zwei gegenüberliegende Quadranten Additions- und die beiden anderen Subtractionsfarben zeigen müssen, indem bei den ersteren die gleichen optischen Achsen des Stärkekornes und des Gypsplättchens in dieselbe Richtung fallen, in den anderen aber senkrecht auf einander stehen; es ist dies Verhältniss ebenfalls aus Fig. 19 sofort ersichtlich, wenn wir uns durch die grosse gestrichelte Ellipse die optische Elasticitätsellipse des Gypsplättchens dargestellt denken. Offenbar müssen bei einer solchen Orientirung die Quadranten 2 und 6 Additionsfarben, die Quadranten 4 und 8 Subtractionsfarben zeigen.

Ebenso wie ein solcher Medianschnitt muss sich nun auch die vollständige Kugel verhalten, da die übrigen Partien den optischen Effect nur zu verstärken, nicht aber zu verändern vermögen (cf. Naegeli und Schwendener I, 351).

Die Stärkekörner zeigen nun auch in der That ganz den obigen Erörterungen entsprechend stets ein helles vierarmiges Kreuz im Polarisationsmikroskop, das jedoch nur bei den centrisch gebauten Stärkekörnern eine regelmässige Gestalt hat, während bei den excentrischen Körnern der Durchschnittspunkt des Kreuzes stets mit dem Schichtencentrum zusammenfällt. Der letztere Fall wird durch die

Fig. 20, III, demonstrirt, die ein Stärkekorn aus einer Knolle von *Canna Warszewiczii* bei gekreuzten Nicols darstellt.

Ich will noch besonders hervorheben, dass bei den Stärkekörnern, die keine Schichtung erkennen lassen, mit Hilfe des Polarisationsmikroskopes die feinere Structur derselben festgestellt werden kann; so ist es z. B. leicht bei den Stärkekörnern von *Alpinia Galanga*, die wenigstens an dem mir zu Gebote stehenden Material keine Spur von Schichtung erkennen liessen, den stark excentrischen Bau zu constatiren (cf. Fig. 20, II).



(B. 556.) Fig. 20.
I Stärkekorn aus der Sassaparillwurzel (250). II Id. aus dem Wurzelstock von *Alpinia Galanga* (200). III Id. aus der Knolle von *Canna Warszewiczii* (150). Sämmtlich nach der Beobachtung bei gekreuzten Nicols.

Ebenso lassen sich natürlich zusammengesetzte Stärkekörner mit Hilfe des polarisirten Lichtes leicht als solche erkennen. Dieselben müssen offenbar im Polarisationsmikroskop ebensoviel Kreuze zeigen, als Theilkörner vorhanden sind, wie z. B. aus Fig. 20, I, die ein Zwillingskorn aus der Sassaparillwurzel darstellt, ersichtlich ist. Ist die Zahl der Theilkörner aber eine grosse, so müssen sich die unregelmässig übereinanderliegenden Theilkörner gegenseitig in ihrer Wirkung aufheben und ein so stark zusammengesetztes Stärkekorn wie das Fig. 18, VIII, abgebildete von *Chenopodium Quinoa* erscheint in Folge dessen vollkommen neutral.

5. Nachweis und chemische Eigenschaften. Der mikrochemische Nachweis der Stärke gelingt in den meisten Fällen leicht durch Jodlösung, mit der die Stärkekörner, abgesehen von einigen alsbald näher zu besprechenden Ausnahmen eine je nach der Concentration indigoblaue bis schwarze Färbung annehmen. Handelt es sich jedoch um den Nachweis sehr geringer Stärkemengen in grösseren Gewebecomplexen, so ist es zweckmässig, die eventuell vorhandenen Farbstoffe zunächst zu extrahiren und die Proteïnstoffe, die die Reaction durch starke Braunfärbung verdecken könnten, zu zerstören. Man erreicht diesen Zweck am besten, wenn man nach der zuerst von A. Meyer (I) angewandten Methode mit Alkohol extrahirte Pflanzentheile in concentrirte wässrige Chloralhydratlösung, die etwas Jod aufgelöst enthält, einträgt. Es lassen sich auf diese Weise leicht grössere Pflanzentheile vollkommen durchsichtig machen, und es sind in ihnen dann die durch Quellung noch bedeutend vergrösserten Stärkekörner in Folge ihrer blauen Farbe stets deutlich sichtbar.

Die Stärke ist unlöslich in kaltem Wasser, erleidet aber in heissem Wasser zunächst starke Quellung und wird bei längerem Kochen mit Wasser vollständig in Lösung übergeführt. Aus dieser Lösung (Kleister), die sich mit Jod ebenfalls indigblau färbt, kann die Stärke durch verschiedene Substanzen, wie z. B. Alkohol, Gerbsäure und Barytwasser, wieder gefällt werden.

Die procentische Zusammensetzung der Stärke entspricht nach den neusten Analysen der Formel $C_6H_{10}O_5$ (cf. Beilstein I, 868); die Stärke stimmt also in dieser Beziehung mit der Cellulose vollständig überein. Ueber die Structur des Stärkemoleküls lassen sich jedoch zur Zeit noch keine irgendwie zuverlässigen Angaben machen, und es ist auch noch nicht einmal mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Substanz aller Stärkekörner ein einheitliches chemisches Individuum darstellt.

Als sichergestellt können wir es jedoch wohl ansehen, dass die früher von C. Naegeli aufgestellte und vertheidigte Ansicht, nach der die Stärkekörner stets aus zwei verschiedenartigen Substanzen bestehen sollten, von denen die eine mit der Cellulose identisch sein sollte, die andere aber, die Granulose, sich allein mit Jod blau färben sollte, den Thatsachen nicht entspricht. NAEGELI stützte diese seine Ansicht namentlich auf die Beobachtung, dass man durch verschiedenartige Substanzen, besonders durch Speichelferment sowie durch verdünnte Säuren die Stärkekörner derartig verändern kann, dass sie bedeutend substanzärmer erscheinen und sich mit Jod nicht mehr blau färben, sondern zunächst violett, dann weinroth und schliesslich rein gelb. NAEGELI hielt nun diese sogenannten Stärkeskelette, die in ihrer äusseren Form mit den unversehrten Körnern vollständig übereinstimmen und meist auch deutliche Schichtung zeigen, für Cellulose. Von WALTER NAEGELI (I) wurde aber der Nachweis geliefert, dass sie aus einem Umwandlungsprodukt der Stärke, dem Amylodextrin, bestehen, das in frischen Stärkekörnern im Allgemeinen nicht enthalten ist, aber auch bei der Lösuug derselben durch verdünnte Säuren gleichzeitig in Lösung übergeht. Aus Amylodextrin entsteht dann erst durch weitere Einwirkung der Säure Dextrin und schliesslich Maltose.

Das Amylodextrin ist dadurch ausgezeichnet, dass es in kaltem Wasser fast unlöslich ist, dagegen durch Wasser von 60° leicht gelöst und aus einer solchen Lösung beim Erkalten nicht wieder ausgeschieden wird. Dagegen scheidet sich beim Abdampfen oder Gefrieren der Lösung das Amylodextrin aus dieser in Form eigenthümlicher krystallinischer Scheibchen ab, die aus radial angeordneten Nadeln bestehen und auch wohl als Diskokrystalle bezeichnet werden. Dieselben unterscheiden sich in optischer Hinsicht dadurch ganz wesentlich von den Stärkekörnern, dass bei ihnen das dunkele Kreuz bei gekreuzten Nicols eine diagonale Stellung einnimmt, woraus sich der Schluss ziehen lässt, dass keine Achse des optischen Elasticitätsellipsoids mit dem Radius der Diskokrystalle zusammenfällt (cf. NAEGELI und SCHWENDENER I, 359). Reine wässrige Jodlösung färbt nach W. NAEGELI die Amylodextrinkrystalle nicht, dagegen sollen Lösungen dieser Substanz durch Zusatz von wenig Jod violett, durch grössere Jodmengen aber purpurroth gefärbt werden. Aus den mit Jod versetzten Lösungen soll sich endlich das Amylodextrin durch verschiedene Substanzen, wie z. B. Salzsäure und Kochsalz, mit schön blauer Farbe fällen lassen.

Ausserdem zeigte W. NAEGELI aber auch, dass durch fortgesetzte Einwirkung verdünnter Säuren schliesslich die gesammte Masse des Stärkekornes aufgelöst werden kann. Es liegt somit kein Grund mehr vor, das Vorhandensein von zwei verschiedenen Substanzen im Stärkekorn anzunehmen und es scheint geboten, wie dies neuerdings von A. MEYER (IV) hervorgehoben wurde, die Ausdrücke Stärkecellulose und Granulose ganz zu vermeiden und einfach von einer Stärkesubstanz zu reden, mag dieselbe nun aus einem einheitlichen chemischen Individuum oder aus einer Gruppe isomerer Körper bestehen.

Einen Beweis für die letztere Annahme hat man vielfach darin gesehen, dass nicht alle Stärkekörner bei der Behandlung mit Jod dieselbe Färbung zeigen. So hat NAEGELI (V, 192) zuerst darauf hingewiesen, dass die Stärkekörner im Samenmantel von *Chelidonium majus* sich mit Jod braunroth färben; später haben dann noch verschiedene Autoren bei einigen anderen Pflanzen Stärkekörner aufgefunden, die sich mit Jod entweder ganz oder zum Theil roth färben (cf. A. MEYER V, 338). Weit häufiger finden sich allerdings solche Körner, die bei der Behandlung mit Jod eine intermediäre Farbe zwischen Roth und Blau, also verschiedene violette Farbentöne zeigen.

Nach den Untersuchungen von SHIMOYAMA (I) und A. MEYER (V) ist es jedoch wahrscheinlich, dass das abweichende Verhalten dieser Stärkekörner dadurch hervorgebracht wird, dass dieselben ausser echter Stärkesubstanz mehr oder weniger grosse Mengen von Amylodextrin und Dextrin enthalten. Diese Substanzen müssen natürlich in den sich vollkommen roth färbenden Stärkekörnern in reichlichster Menge vorhanden sein.

Zu den Krystalloiden der zweiten Art rechnet SCHIMPER die aus dem Samen von *Musa Hillii;* bei diesen ist namentlich die Combination des Rhomboëders mit der Basis sehr häufig. Dieselben sind ebenfalls optisch positiv.

Optisch negativ sind dagegen die Proteinkrystalloide aus dem Samen von *Sparganium ramosum,* die sonst den Krystalloiden der ersten Art vollkommen gleichen.

Die übrigen Proteinkrystalloide sind in krystallographischer Hinsicht noch nicht mit der genügenden Sorgfalt erforscht; wahrscheinlich ist es jedoch nach den vorliegenden Untersuchungen, dass dieselben zum grössten Theile dem regulären, zum Theil aber auch dem rhombischen Krystallsystem angehören.

Von besonderem Interesse sind die Quellungserscheinungen der Krystalloide. Da ich jedoch im zweiten Abschnitte die Mechanik der Quellung oder Imbibition ausführlich besprechen werde, will ich hier nur hervorheben, dass die Quellung in einer begrenzten Wasseraufnahme besteht, dass aber gleichzeitig mit dem aufgenommenen Wasser auch in diesem gelöste Substanzen in die quellungsfähigen Körper einzudringen vermögen. So ist es denn auch z. B. erklärlich, dass die Krystalloide von Farbstoffen, wie Eosin, ganz durchdrungen werden können, was natürlich bei echten Krystallen nicht möglich ist.

Es ist ferner eine bei quellungsfähigen Körpern häufig zu beobachtende Erscheinung, dass die Menge des eingelagerten Wassers in verschiedenen Richtungen ungleich ist. Bei den Krystalloiden müssen dann natürlich mit der Quellung auch die Winkel sich ändern. So hat denn auch bereits NAEGELI (IV) Winkeländerungen von mehreren Graden während der Quellung eintreten sehen.

Von Interesse ist es jedoch, dass nach SCHIMPER's Untersuchungen (VI, 149) durch die Quellung die Symmetrieverhältnisse der betreffenden Krystalloide nicht gestört werden. Die bei der Quellung eintretende Ausdehnung der Krystalloide stimmt somit in ihrer äusseren Erscheinung mit der Wärmeausdehnung der echten Krystalle überein.

Es leuchtet ein, dass nach Obigem bei den regulären Krystalloiden Winkeländerungen überhaupt nicht eintreten können, und in der That hat denn auch SCHIMPER bei den regulären Krystalloiden von *Ricinus* beobachtet, dass diese sich auch bei der starken Quellung in sehr verdünnter Salzsäure in allen Richtungen gleich stark ausdehnen.

Bei den hexagonalen Krystallen muss ferner in der Richtung senkrecht zur Hauptachse die Quellung überall gleich stark sein, was auch nach den von SCHIMPER an den Krystalloiden von *Musa Hillii* ausgeführten Messungen vollkommen zutrifft. Offenbar kann aber die Quellungsfähigkeit in der Richtung der Hauptachse eine andere sein, als in den dazu senkrechten Richtungen, so hat denn auch in der That SCHIMPER beobachtet, dass sich an den Krystalloiden der Paranuss bei der Quellung in sehr verdünnter Salzsäure die grössere Diagonale der Rhomboëderflächen um 70$\frac{0}{0}$ ausdehnte, während bei der kleineren Diagonale keine Aenderung zu constatiren war; die bei einer solchen Quellung eintretenden Winkeländerungen betragen nach den Berechnungen von SCHIMPER über 20°, das Achsenverhältniss änderte sich von 1:2,4 zu 1:4,1. Noch auffallendere mit der Quellung verbundene Gestaltveränderungen beobachtete DUFOUR (I, 17) an den Krystalloiden der Samen verschiedener Cupressineen (namentlich *Chamaecyparis sphaeroidea).* Dieselben dehnten sich in verdünnter Kalilauge um mehr als das neunfache ihrer ursprünglichen Länge aus, während die Breite derselben sich nicht merklich änderte. Leider ist es diesem Autor in Folge der Kleinheit und unregelmässigen

Ausbildung der betreffenden Krystalloide nicht möglich gewesen, dass Krystallsystem derselben sicher festzustellen.

Was das optische Verhalten der Krystalloide anlangt, so wurde bereits mitgetheilt, dass die regulären isotrop, die hexagonalen aber schwach doppelbrechend sind. Erwähnt mag jedoch noch werden, dass zwischen den optischen Eigenschaften und dem Quellungsstadium eine zur Zeit noch gänzlich unerklärliche Beziehung besteht. Es wurde nämlich schon von SCHIMPER (VI, 154) beobachtet, dass bei den Krystalloiden von *Musa* und *Sparganium* die Anisotropie mit der Quellung in Wasser ganz bedeutend zunimmt, während die Krystalloide der Paranuss durch die Quellung in ihren optischen Eigenschaften nicht geändert werden oder sogar an Doppelbrechung verlieren. Nach DUFOUR (I) sollen die Krystalloide aus dem Samen von *Chamaecyparis* im ungequollenen Zustande sogar vollkommen isotrop sein und erst bei der Quellung anisotrop werden, und zwar soll bei ihnen die Richtung der stärksten Quellung mit der kleinsten Achse des optischen Elasticitätsellipsoids zusammenfallen.

Ebenso wie die Stärkekörner und Zellmembranen zeigen die Krystalloide in einigen Fällen eine deutliche Schichtung. Dieselbe wurde von KLEIN (II, 36) bei den Krystalloiden von *Dasycladus clavaeformis* und von SCHIMPER (VI, 157) namentlich bei den Krystalloiden von *Musa* beobachtet. Die Schichtung tritt bei diesen schon bei der Quellung in reinem Wasser hervor, verschwindet aber vollständig wieder, wenn man die betreffenden Krystalloide eintrocknen lässt. Bei anderen Krystalloiden, wie z. B. denen der Kartoffel, wird die Schichtung erst nach stärkerer Quellung, wie sie z. B. durch verdünnte Kalilauge bewirkt wird, sichtbar. Aus dem Gesagten folgt, dass die Schichtung der Krystalloide nur dadurch hervorgebracht werden kann, dass in ihnen Schichten von ungleicher Quellungsfähigkeit mit einander abwechseln.

Kapitel 12.

Die Stärkekörner und verwandte Körper.

1. Die Stärkekörner.

1. Verbreitung. Während die im vorigen Kapitel besprochenen Proteïnkörner als Reservestoffe für den Plasmakörper aufzufassen sind, liefern die Stärkekörner das zum Aufbau der Cellulosemembran nothwendige Material. Ausserdem wird aber auch jedenfalls ein grosser Theil der in den verschiedenen Geweben angehäuften Stärkemengen zur Bildung der Proteïnstoffe und besonders zur Unterhaltung der Athmung, der Kraftquelle der Pflanze, verbraucht.

Im Gegensatz zu den Proteïnkörnern sind nun die Stärkekörner durch eine viel allgemeinere Verbreitung ausgezeichnet. Sie fehlen gänzlich nur in der grossen Klasse der Pilze, ferner bei den *Phycochromaceen, Diatomeen, Phaeophyceen* und *Rhodophyceen* und bei einigen wenigen grünen Algen (cf. SCHMITZ VIII, 144).

Bei den übrigen Pflanzen ist nun die Stärke in den verschiedenartigsten Geweben zu finden, soweit dieselben wenigstens aus lebensfähigen Zellen bestehen. Sie ist zunächst sehr verbreitet in den Reservestoffe speichernden Zellen der Samen und perennirenden Pflanzentheile. Speciell in den reifen Samen wird allerdings in den meisten Fällen (nach NAEGELI (V, 378) bei $\frac{9}{10}$ der untersuchten Gattungen) die Stärke durch fettes Oel ersetzt; und zwar können sich in dieser Beziehung auch die verschiedenen Theile ein und desselben Samens, wie namentringsten Substanzmengen enthalten müssen; denn sie sind nach dieser Annahme als die ältesten am längsten der lösenden Wirkung der Fermente ausgesetzt gewesen. Es scheint mir aber sehr fraglich, ob wir zu der Annahme eines solchen periodischen Wechsels von Neubildung und Auflösung von Stärke berechtigt sind; denn wenn auch die grosse Verbreitung der stärkelösenden Fermente nach den Untersuchungen von BARANETZKY (I) nicht bezweifelt werden kann, so bleibt es doch auf alle Fälle fraglich, ob wir auch in denjenigen Zellen, in denen es sich lediglich um eine schnelle Ablagerung von Reservestärke handelt, stets eine partielle Auflösung der Stärke annehmen können. Die MEYER'schen Beobachtungen an *Iris*-Rhizomen, bei denen es sich stets um lange Zeiträume handelt und bei denen noch durch die wachsenden Wurzeln Complikationen herbeigeführt werden, können in dieser Richtung natürlich nur relativ geringe Beweiskraft beanspruchen.

Einen weiteren Beweis gegen die Appositionstheorie sieht nun NAEGELI darin, dass in einigen Fällen wachsende Körner lange Zeit vollkommen homogen bleiben, später aber Schichten erkennen lassen, die kleiner sind, als die jungen, noch homogenen Körner. NAEGELI (V, 221) hat diese Beobachtung namentlich an den in den Schuppen von *Dentaria* und den Oogonien der Characeen enthaltenen Stärkekörnern gemacht. Derartige Veränderungen im Innern der Stärkeörner stehen nun offenbar mit der Intussusceptionstheorie in vollem Einklang, dürften sich aber nach der Appositionstheorie nur sehr schwer erklären lassen. Die einzig mögliche Annahme scheint mir die zu sein, dass die jungen Körner nur scheinbar homogen waren und dass die schon vorher an ihnen vorhandene Schichtung erst später durch Fermentwirkung deutlich sichtbar gemacht wird. Auf alle Fälle wäre aber diese Annahme durch Beobachtungen näher zu begründen.

Sodann fehlt es für die Anhänger der Appositionstheorie noch gänzlich an einer exacten Erklärung für die in manchen Stärkekörnern während des Wachsthums auftretenden Risse, die mit der NAEGELI'schen Theorie vollkommen im Einklang stehen.

Ganz unvereinbar mit der Appositionstheorie sind endlich die von NAEGELI (V, 219) gemachten Beobachtungen, dass die jungen Körner häufig eine andere Gestalt haben, als die eingeschlossenen Schichten der älteren, und dass in diesen häufig Schichtencomplexe beobachtet werden, die frei als selbständige Körner gar nicht vorkommen. Ich will jedoch bemerken, dass einige der von NAEGELI erwähnten Fälle neuerdings von SCHIMPER (V, 207) mit abweichendem Resultate nachuntersucht wurden und dass mir somit in dieser Hinsicht eine erneute ausgedehntere entwicklungsgeschichtliche Untersuchung geboten erscheint.

Ebenso dürfte auch eine eingehendere Untersuchung über die Entstehung und das Wachsthum der zusammengesetzten und halbzusammengesetzten Stärkekörner sehr willkommen sein, wenn es auch nach den Untersuchungen von SCHIMPER (IV u. V) bereits als sehr wahrscheinlich angesehen werden kann, dass in dieser Beziehung die NAEGELI'schen Anschauungen aufzugeben sind. NAEGELI nahm nämlich an, dass dieselben durch innere Differenzierung aus einem einzigen ursprünglich homogenen Korne entstehen sollten und dass nur ausnahmsweise durch Verschmelzung einzelner Stärkekörner zusammengesetzte Stärkekörner entständen, die er dann als unechte zusammengesetze Stärkekörner bezeichnete.

Dahingegen hat nun SCHIMPER für eine ganze Anzahl von Pflanzen die Entstehung der zusammmengesetzten Stärkekörner durch nachträgliche Verschmelzung von einzelnen Körnern nachgewiesen und eine ähnliche Entstehungsweise auch für die halbzusammengesetzten Körner zum mindesten sehr wahrscheinlich gemacht. Dieselben sollen nach SCHIMPER einfach durch Verwachsung einzelner Körner, die dann durch gemeinsame Schichten umlagert werden, entstehen.

Ich bemerke jedoch, dass, wenn weitere Untersuchungen ergeben sollten, dass die zusammengesetzten Stärkekörner ganz allgemein in der von SCHIMPER angegebenen Weise entstehen sollten, damit ein Beweis gegen die Intussusceptionstheorie noch nicht erbracht sein würde. Ebenso dürfte nach dieser auch eine Erklärung für die Entstehungsweise der halbzusammengesetzten Stärkekörner nicht schwer fallen. Nur würde dann allerdings die Intussusceptionstheorie einer ihrer beweiskräftigsten Stützen, die NAEGELI daraus abgeleitet hatte, dass bei halbzusammengesetzten Körnern die Kerne nachträglich sich noch von einander entfernen sollen, beraubt werden.

7. **Auflösung der Stärkekörner.** Die Auflösung der Stärkekörner innerhalb der lebenden Pflanze findet, wie man namentlich an keimenden Samen leicht konstatiren kann, bei den verschiedenen Pflanzen in sehr verschiedener Weise statt. Bald beginnt die Lösung im Innern des Kornes und schreitet von dort aus nach aussen fort; bald wird umgekehrt die Oberfläche zuerst angegriffen und zwar meist nicht in allen Theilen gleichzeitig, vielmehr beginnt die Lösung meist an einzelnen Punkten der Oberfläche, von denen sie sich dann in radialer und tangentialer Richtung ausbreitet. Häufig lässt sich auch deutlich konstatiren, dass die Lösung der weicheren Schichten viel schneller erfolgt, als die der dichteren. Sodann kann auch durch Risse eine ungleichmässige Lösung der Stärkekörner bewirkt werden. In manchen Fällen geht endlich der vollständigen Lösung der Stärke eine chemische Umwandlung voraus, in Folge deren dieselben mit Jod nicht mehr eine blaue, sondern eine mehr röthliche oder gelbe Farbe zeigen; wie bereits bemerkt wurde, beruht diese abweichende Färbung auf der Bildung von Amylodextrin und Dextrin.

Der Lösungsmodus der Stärkekörner einer Pflanze ist nun jedenfalls wohl hauptsächlich von der feineren Structur derselben abhängig; ausserdem können aber auch wohl durch die verschiedene Wirkungsweise, namentlich die verschiedene Concentration der lösenden Fermente Verschiedenheiten bewirkt werden. Bezüglich der letzteren wurde nun von BARANETZKY (I) der Nachweiss geliefert, dass Fermente, die in gleicher Weise wirken, wie die Diastase der keimenden Getreidesamen, mit der sie auch entweder alle identisch sind, oder doch jedenfalls in eine Gruppe gehören, in allen den Theilen, in denen eine Lösung von Stärke stattfindet, anzutreffen sind. Dieselben lassen sich aus den betreffenden Pflanzentheilen mit Wasser extrahiren und aus dieser Lösung durck Alkohol wieder fällen.

BARANETZKY zeigte ferner, dass die wässrige Lösung der so gewonnenen Fermente auch auf die unveränderten Stärkekörner bei gewöhnlicher Temperatur einzuwirken im Stande ist; allerdings findet diese Lösung viel langsamer statt, als die Lösung von Kleister oder die Lösung von Stärkekörnern bei erhöhter Temperatur. Doch werden durch die stärkeumbildenden Fermente auch die Stärkekörner verschiedener Pflanzen mit sehr verschiedener Schnelligkeit angegriffen. Am leichtesten soll nach BARANETZKY die Stärke von *Polygonum Fagopyrum* in Lösung gebracht werden, während die Kartoffel- und Reisstärke am längsten der Lösung widerstehen sollen. Bedeutend beschleunigt wird die Diastasewirkung durch Anwesenheit geringer Säuremengen und durch Erhöhung der Temperatur. Die pag. 585 erwähnten Amylodextrin-Skelette können jedoch am besten durch das im Speichel enthaltene Ferment (Ptyalin) oder durch die langsame Einwirkung verdünnter Mineralsäuren gewonnen werden.

2. Rhodophyceen- und Phaeophyceenstärke.

Während bei den Rhodophyceen, wie bereits erwähnt wurde, echte Stärkekörner fehlen, findet man in den Zellen derselben meist farblose Körnchen, die sich gegen Lösungsmittel wie echte Stärkekörner verhalten, sich von diesen aber dadurch unterscheiden, dass sie mit Jòd nur eine gelbbraune bis braunrothe Farbe annehmen. Diese Körnchen, die man gewöhnlich als Florideen- oder Rhodophyceenstärke bezeichnet, unterscheiden sich ferner noch dadurch von der gewöhnlichen Stärke, dass sie nachweislich stets im Cytoplasma gebildet werden (cf. Schmitz VIII, 151, und Schimper III, 199). Eine genauere chemische Untersuchung über die Substanz der Florideenstärke fehlt zur Zeit noch.

Ob bei den Phaeophyceeen auch stärkeähnliche Körner vorkommen, lässt sich nach den in der Literatur vorliegenden divergirendeu Angaben nicht entscheiden. Während nämlich Schmitz (VIII, 154, und X, 60) angiebt, dass im Cytoplasma der Phaeophyceenzellen ebenso, wie bei den Rhodophyceen farblose Körnchen enthalten seien, die sich im Allgemeinen wie die Rhodophyceenstärke verhielten und in Wasser unlöslich wären, sich mit Jod aber gar nicht färbten, sollen nach Berthold (VI, 57) bei den Phaeophyceen nur stark lichtbrechende Gebilde vorkommen, die in destillirtem Wasser leicht löslich sein und aus Eiweissstoffen bestehen sollen.

3. Paramylon.

Ebenso wie die Rhodo- und Phaeophyceen sind auch die Euglenaceen dadurch ausgezeichnet, dass ihnen die Fähigkeit der Stärkebildung abgeht; man beobachtet im Cytoplasma der Euglenen aber ebenfalls farblose Körnchen, die als Paramylon bezeichnet werden. Gebilde mit gleichem chemischen Verhalten wie das Paramylon der Englenaceen sind ausserdem noch von Zopf (I, 17) in den Amoeben und Cysten von *Leptophrys vorax* nachgewiesen worden.

Die Paramylonkörner unterscheiden sich nun von den Stärkekörnern dadurch, dass sie durch Jodlösungen nicht gefärbt werden und überhaupt nicht tinctionsfähig sind. Ausserdem führt Klebs (II, 40) als charakteristisch für die Paramylonkörner an, dass dieselben in 5% Kalilauge noch ganz unverändert bleiben und nicht aufquellen, während sie schon in 6% Kalilauge sich unter starker Quellung sofort auflösen. Eine genauere chemische Analyse über die Paramylonkörner fehlt zur Zeit noch, doch spricht das gesammte Verhalten derselben, namentlich auch die Beziehung zwischen der Anhäufung des Paramylon zur Assimilation und dem Verbrauch der plastischen Stoffe, dafür, dass die Paramylonkörner der ächten Stärke auch in chemischer Hinsicht sehr nahe stehen.

Die Gestalt der Paramylonkörner zeigt bei den verschiedenen Arten eine nicht unbeträchtliche Mannigfaltigkeit. Am häufigsten sind rundlich scheibenförmige und stabförmig verlängerte Körner. Die letzteren besitzen theils kreisförmigen Querschnitt, theils sind sie in einer Richtung bandartig verbreitet. Von besonderem Interesse sind aber die ringförmigen Paramylonkörner; dieselben sind bald kreisförmig, bald in die Länge gestreckt und besitzen je nach der Art einen sehr verschieden weiten Ausschnitt (cf. Schmitz, X).

Bei manchen Euglenaceen sind zwei verschiedene Arten von Paramylonkörnern zu beobachten, die sich einerseits durch ihre verschiedene Grösse, andererseits durch den verschiedenen Ort der Entstehung von einander unterscheiden; und zwar werden die grösseren zwischen der Chromatophorenschicht und der Zellwand, die kleineren aber im Innern der Zelle gebildet. Die Paramylonkörner der ersteren Art sind auch meist in geringer für die betreffende Art constanter Anzahl und ganz bestimmter Lagerung in jedem einzelnen Individuum anzutreffen.

In ihrer feineren Structur stimmen die Paramylonkörner insofern mit den Stärkekörnern überein, als sie häufig deutliche Schichtung zeigen und im Innern einen Kern von geringerer optischer Dichtigkeit besitzen. Die Schichtung soll nach KLEBS (II, 41) bei ganz allmählicher Quellung selbst in den kleinsten Paramylonkörnern sichtbar werden.

Die Entstehung der Paramylonkörner geschieht stets im Cytoplasma und, wenn dieselben auch meist den Chromatophoren anliegen, so fehlen doch stets direkte Beziehungen zwischen der Lagerung der Chromatophoren und der Gestalt der Paramylonkörner. So erstrecken sich z. B. die grossen Paramylonkörner vieler Euglenaceen über mehrere Chromatophoren, ohne ihre regelmässige Gestalt einzubüssen. Es spricht dies unzweifelhaft dafür, dass die Chromatophoren bei der Bildung der Paramylonkörner jedenfalls nur in viel indirekterer Weise betheiligt sein können, als bei der Bildung der Stärkekörner.

Erwähnen will ich noch, dass die grossen Paramylonkörner nach SCHMITZ (X) bei manchen Arten an der Oberfläche von Pyrenoiden gebildet werden.

Wie die Stärkekörner können auch die Paramylonkörner durch Verdunkeln zum Verschwinden gebracht werden; wie von SCHMITZ (X, 57) beobachtet wurde, werden dann bei den linsenförmigen Körnern häufig zuerst die mittleren Partien gelöst, so dass ringförmige Gebilde entstehen, die bei anderen Arten, wie bereits bemerkt wurde, ganz normal vorkommen.

4. Cellulinkörner.

Als Cellulinkörner bezeichnete PRINGSHEIM (III) diejenigen Gebilde, die er zuerst in den Schläuchen verschiedener Saprolegniaceen aufgefunden hat. Dieselben sind bald einzeln, bald in grosser Anzahl innerhalb eines Schlauches anzutreffen und bilden in jüngeren Stadien scheibenförmige oder polyedrische Plättchen, während die grösseren Körner mehr der Kugelform angenäherte Gestalten zeigen.

Die von PRINGSHEIM angeführten Reactionen zeigen, dass die Cellulinkörner weder aus Proteinstoffen noch aus Stärke bestehen können: sie bleiben in Jodlösungen ungefärbt und sind selbst in concentrirter Kalilauge unlöslich. Namentlich ihre Löslichkeit in concentrirter Schwefelsäure und Zinkchloridlösung macht es aber immerhin wahrscheinlich, dass die Cellulinkörner mit der Cellulose und Stärke in chemischer Hinsicht verwandt sind.

PRINGSHEIM betrachtet die Cellulinkörner als Nebenprodukte des Stoffwechsels, da eine spätere Auflösung derselben niemals constatirt werden konnte. Sie können jedoch insofern eine biologische Bedeutung erlangen, als sie durch Verschmelzung mit der Cellulosemembran einen Abschluss der Mycelschläuche nach der Zoosporenbildung bewirken.

Kapitel 13.

Die übrigen festen Einschlüsse der Zelle.

In diesem Kapitel sollen die sämmtlichen, noch nicht besprochenen festen Inhaltsbestandtheile der Pflanzenzellen eine eingehende Behandlung finden. Da diese Substanzen zum Theil aber auch der Zellmembran eingelagert oder aufgelagert sind, werde ich, um Wiederholungen zu vermeiden, auch zugleich die der Zellmembran eingelagerten und aufgelagerten fremdartigen anorganischen Substanzen mit besprechen, obwohl diese wohl logischer erst nach Besprechung der Zellmembran behandelt werden würden.

1. Fettkrystalle.

Obwohl Fette bekanntlich im Pflanzenkörper eine grosse Verbreitung besitzen und namentlich in der Mehrzahl der Samen den einzigen stickstofffreien Reservestoff darstellen, sind Fettkrystalle bisher nur in ganz wenigen Fällen innerhalb lebender Pflanzenzellen beobachtet worden. Die meisten Pflanzenfette sind eben bei gewöhnlicher Temperatur flüssig und gehören somit in die Klasse der fetten Oele.

Fettkrystalle wurden jedoch von Pfeffer (II, 485) in den Zellen des Samens *Elaeis guineensis*, *Bertholletia excelsa* und *Myristica moschata* beobachtet. Sie bilden in diesen langgestreckte Nadeln, die meist büschelförmig oder strahlig angeordnet sind und häufig geringe Krümmungen zeigen. Es lassen sich diese Gebilde daran leicht als Fettkrystalle erkennen, dass sie beim Erwärmen zusammenschmelzen und in Benzol leicht löslich sind.

2. Feste Farbstoffausscheidungen.

Ausser den bereits besprochenen in den Chromoplasten enthaltenen Farbstoffkrystallen sind feste Ausscheidungen von Farbstoff nur innerhalb des Zellsaftes beobachtet und besitzen stets eine blaue oder violette Farbe. Sie treten entweder als Aggregate amorpher kleiner Körner auf oder in Form kleiner Kryställchen, die dendritenartig oder radialstrahlig aneinander gelegt sind.

Derartige Farbstoffausscheidungen sind von Weiss (II) in den Zellen des Fruchtfleisches von *Solanum nigrum* und *Passiflora* spec. und der Blüthenblätter von *Delphinium elatum* beobachtet. Nach Schimper (I, 8) finden sie sich auch in den an der Basis der Petala von *Glaucium fulvum* gelegenen Zellen.

Man nimmt gewöhnlich an, dass diese Gebilde einfach aus dem auskrystallisirten Ueberschuss des im Zellsaft enthaltenen Farbstoffes bestehen. Es scheint mir jedoch bemerkenswerth, dass dieselben mit den Ausscheidungen, die Pfeffer (V) innerhalb verschiedener lebender Pflanzen durch Eintragen derselben in sehr verdünnte Methylenblaulösung künstlich hervorrief, grosse Aehnlichkeit haben und dass sie — wenigstens nach den Abbildungen von Weiss zu schliessen — ebenso wie jene auch innerhalb ganz farblosen Zellsaftes vorkommen können.

3. Schwefel.

Ausscheidungen von Schwefel im Innern von lebenden Pflanzenzellen wurden bisher nur in einigen Spaltpilzen aufgefunden, die, wie die Beggiatoen, in Substraten, die reich sind an faulenden organischen Substanzen, vegetiren.

Der Schwefel erscheint in diesen in Form stark lichtbrechender Körnchen, die meist nur in geringer Grösse und Anzahl vorhanden sind, bei älteren Individuen aber häufig den Innenraum der Zellen fast ganz ausfüllen.

Die Schwefelkörper sind unlöslich in Wasser und Salzsäure, aber löslich im Ueberschuss von Alkohol, sowie in heissem Kali oder schwefligsaurem Natron; Salpetersäure und chlorsaures Kali lösen dieselben schon bei gewöhnlicher Temperatur, ebenso Schwefelkohlenstoff, nur muss dem letzteren der Eintritt in die Zellen zuvor durch Tödtung derselben durch Schwefelsäure oder Eintrocknenlassen ermöglicht werden (cf. Cohn III, 177).

4. Calciumoxalatkrystalle.

Der oxalsaure Kalk besitzt im Pflanzenreich eine sehr grosse Verbreitung, fast alle innerhalb der Pflanzenzelle auftretenden Krystalle bestehen aus diesem Salze. Es sind denn auch in der That unter den Phanerogamen nur wenige Pflanzen bekannt, denen Calciumoxalatkrystalle gänzlich fehlten, und es würde viel zu weit führen, wenn ich die in der Literatur vorliegenden Angaben über die Verbreitung des Calciumoxalats hier anführen wollte (cf. Sanio I, Gulliver I und de Bary III, 144).

Der oxalsaure Kalk fehlt übrigens auch den niedrigeren Gewächsen nicht; so werden von de Bary (I, 11 u. 439) eine grosse Anzahl von Pilzen und Flechten namhaft gemacht, bei denen das genannte Salz allerdings meist der äusseren Zellmembran aufgelagert, nur selten im Innern der Zellen enthalten ist. Neuerdings hat ferner Zopf (I, 72) in einigen Monadinen die genannte Verbindung beobachtet; auch in einigen Algen ist dieselbe bereits angetroffen (Klein IV, 315).

Die Calciumoxalatkrystalle sind nun ferner bei den höheren Gewächsen keineswegs auf bestimmte Organe oder Gewebe beschränkt, sie finden sich vielmehr sowohl in der Wurzel, als auch im Stengel und Blatte, in der Epidermis, dem Mark, im Holz, sowie in der primären und sekundären Rinde. Im Allgemeinen ist allerdings namentlich die Rinde der Dicotylen durch besonderen Reichthum an Calciumoxalatkrystallen ausgezeichnet.

Welche Funktion dem oxalsauren Kalk im Chemismus der Pflanze zukommt, lässt sich aus den in dieser Hinsicht vorliegenden Untersuchungen noch nicht entnehmen. Sicher ist aber, dass die Krystalle jedenfalls in den meisten Fällen unverändert am Ort ihrer Entstehung verharren und nicht wieder in den Stoffwechsel der Zelle eintreten. Allerdings liegen auch einige Beobachtungen vor, nach denen bei verschiedenen Pflanzen später eine Auflösung der Calciumoxalatkrystalle stattfinden soll, es scheinen mir dieselben aber noch um so mehr der Bestätigung bedürftig, als die Nachuntersuchungen anderer Autoren zum Theil bereits zu abweichenden Ergebnissen geführt haben (cf. Pfeffer III, 302).

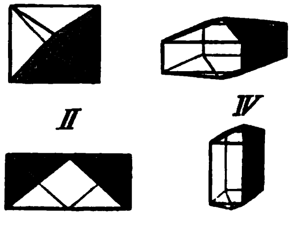
Zum mikrochemischen Nachweis des oxalsauren Kalkes bedient man sich namentlich auf Vorschlag von Sanio (I, 254) folgender Reactionen: zunächst ist derselbe unlöslich in Wasser und Essigsäure, löslich dagegen in Salzsäure, Salpetersäure und Schwefelsäure. Bei der Behandlung mit dem letztgenannten Reagens schiessen nach kurzer Zeit meist in einiger Entfernung vom Präparate die charakteristischen Gypsnadeln an. Bei der Behandlung mit Kalilauge bleibt der oxalsaure Kalk zunächst unverändert; wie von Sanio (I, 254) beobachtet wurde, wird derselbe aber nach 6—8 Stunden plötzlich gelöst, und es bilden sich in der umgebenden Flüssigkeit neue Krystalle, die die Form von sechsseitigen Tafeln haben, deren chemische Zusammensetzung aber noch nicht ermittelt ist.

Beim Glühen der Krystalle, das am besten auf einem auf Platinblech gelegten Deckgläschen geschehen kann, wird der oxalsaure Kalk zunächst in kohlensauren Kalk und dann in Calciumoxyd verwandelt. Die Krystalle behalten übrigens beim Glühen ihre ursprüngliche Gestalt vollkommen bei, werden aber undurchsichtig und erscheinen in Folge dessen bei durchfallendem Lichte schwarz, während sie bei der am besten mit Hilfe des Abbe'schen Beleuchtungsapparates hervorgebrachten Dunkelfeldbeleuchtung ihre vollkommen weisse Farbe erkennen lassen. Lösen sich nun die Krystalle nach dem Glühen in Essigsäure ohne Entwicklung von Gasblasen, so zeigt dies an, dass eine Verwandlung derselben in Calciumoxyd stattgefunden hat. Diese Verwandlung dürfte jedenfalls in den meisten Fällen eintreten, womit allerdings nicht gesagt werden soll, dass nicht bei vorsichtigem Glühen auch kohlensaurer Kalk erhalten werden könnte.

Die Gestalt, in der der oxalsaure Kalk in der Pflanze angetroffen wird, ist eine sehr mannigfache; und zwar tritt derselbe bald in Form von wohlausgebildeten Krystallen auf, die eine genaue krystallographische Bestimmung zulassen, bald in Gestalt von Drusen, feinen Nadeln oder winzigen Splittern, an denen sich irgendwelche krystallographisch wichtigen Flächen oder Winkel nicht mehr nachweisen lassen; endlich sind auch Sphaerokrystalle und ähnliche Gebilde, die ebenfalls aus oxalsaurem Kalk bestehen sollen, beschrieben worden.

Was nun zunächst die regelmässig ausgebildeten Krystalle anlangt, so gehören dieselben ebenso wie die künstlich dargestellten Krystalle von Calciumoxalat entweder dem tetragonalen oder dem monosymmetrischen Krystallsystem an, und zwar haben die Analysen der künstlich dargestellten Krystalle ergeben, dass die tetragonalen Formen 3, die monosymmetrischen aber 1 Molekül Krystallwasser enthalten.

Ueber die äusseren Bedingungen, unter denen die Krystalle des einen oder anderen Systems auftreten, liegen namentlich einige Experimente von Vesque (I) vor, die jedoch zu einem abschliessenden Resultate noch nicht geführt haben. Ebenso ist es auch noch nicht ermittelt, welche Ursachen in der Pflanzenzelle das Auftreten des einen oder anderen Systems veranlassen. Uebrigens fand ich im Parenchym älterer Blattstiele von *Peperomia argyrea* tetragonale und monosymmetrische Krystalle innerhalb ein und derselben Zelle.



(B. 557.) Fig. 21.

Tetragonale Krystalle von Calciumoxalat aus dem Schwammparenchym von *Tradescantia discolor* (530).

Die Krystalle des tetragonalen Systems, die z. B. in alten Blättern von *Tradescantia discolor* im Hypoderm und Assimilationsgewebe in grosser Menge und regelmässiger Ausbildung angetroffen werden (cf. Fig. 21), treten zunächst sehr häufig in Gestalt von flachen Pyramiden auf; dieselben sind, wenn die Hauptachse vertikal steht, einem Briefumschlag nicht unähnlich; stehen jedoch 2 Flächen genau vertikal, so erhält man das in Fig. II dargestellte Bild, das man gleichfalls sehr häufig im Mikroskop beobachtet. Ausser der Pyramidenfläche findet man ferner auch häufig die Prismenflächen ausgebildet, meist in Combination mit den Pyramidenflächen (Fig. III u. IV), seltener mit der Basis combinirt.

Die Untersuchung der tetragonalen Krystalle im polarisirten Lichte zeigt, dass die optische Elasticität in der Richtung der Hauptachse die grösste ist und dass die tetragonalen Krystalle somit optisch negativ sind. Was die Stärke der

Anisotropie anlangt, so soll dieselbe nach Holzner (I, 22) die gleiche sein, wie die eines 3,2 mal dickeren Gypsplättchens.

Von den dem monosymmetrischen Systeme angehörenden Krystallen, die z. B. in den Blättern von *Cycas*, *Iris* und *Citrus* enthalten sind, sind in Figur 22 die häufigsten Formen zusammengestellt. Unter diesen stellt zunächst der in Figur I abgebildete Krystall, der die Gestalt eines Rhomboëders hat, eine Combination von Prisma und basischem Pinakoid dar. Nach Messungen von Holzner (I) beträgt an demselben der ebene Flächenwinkel *a b c* 71° 36', der Winkel zwischen der Kante *b d* und der Diagonale *d e* aber 70° 32'.

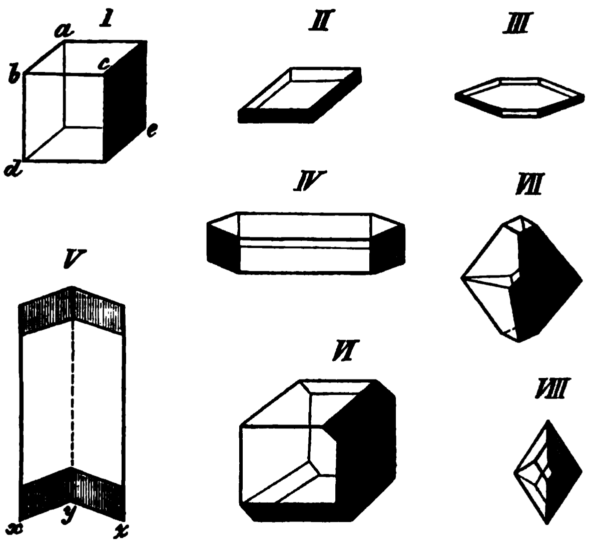


Fig 22. (B. 558.)
Monosymmetrische Krystalle von Calciumoxalat. I *Cycas circinalis.* III *Musa paradisiaca.* IV und V *Guayacum officinale.* VI *Citrus medica.* VII u. VIII *Citrus vulgaris* (400). I—VI nach Holzner, VII u. VIII nach Pfitzer.

Die rhombische Tafel (Figur II) lässt sich aus der Figur I einfach durch Verkürzung der Prismenfläche ableiten; durch Hinzutreten des Klinopinakoids entstehen dann aus diesen die in den Figuren III u. IV abgebildeten Krystalle. Dadurch, dass 2 Krystalle von der in Fig. IV abgebildeten Gestalt in der Weise mit einander verwachsen, dass die Basis die Zwillingsebene bildet, entstehen sodann Zwillinge wie Fig. V. Dieselben sind innerhalb der Pflanzenzellen sehr häufig anzutreffen und wurden früher meist für Gypskrystalle gehalten, obwohl sie sich von diesen nicht unbeträchtlich durch die Grösse der Winkel unterscheiden. Während nämlich der leicht zu messende Winkel *x y z* von Holzner bei den Calciumoxalatkrystallen zu 141° 3' bestimmt wurde, beträgt der entsprechende Winkel bei den zumeist auftretenden Zwillingskrystallen des Gypses nach Haushofer (I, 34) 104°, bei den nach einer anderen Zwillingsebene gebildeten Krystallen, die übrigens bedeutend seltener sind, 130°.

Der Fig. VI abgebildete Krystall ist sodann aus Fig. I durch Combination mit einer Hemipyramide abzuleiten.

Die octaëderähnliche Fig. VII stellt höchst wahrscheinlich die Combination der positiven und negativen Hemipyramide mit der Basis dar. Dasselbe gilt vielleicht auch von dem Fig. VIII abgebildeten Krystalle; es ist jedoch auch sehr wohl möglich, dass derselbe als eine Combination des Prismas mit einer Hemipyramide und dem Klinopinakoid aufzufassen ist, eine Combination, die an Gypskrystallen häufig angetroffen wird. Eine sichere Entscheidung in dieser Hinsicht würde sich natürlich nur durch genaue Winkelmessungen an den betreffenden Krystallen erbringen lassen, die zur Zeit noch fehlen.

Wahrscheinlich gehören zum monosymmetrischen Krystallsystem endlich auch die kreuzförmigen Krystalle, die in den Zellen von *Spirogyra setiformis* in reicher

Menge angetroffen werden und, wie namentlich von FISCHER (VI, 168) nachgewiesen wurde, aus Calciumoxalat bestehen.

Die monosymmetrischen Krystalle sind den tetragonalen gegenüber durch eine viel bedeutendere optische Anisotropie ausgezeichnet; nach Beobachtungen von HOLZNER sollen dieselben eine 13mal stärkere Wirkung auf das polarisirte Licht ausüben, als ein gleich dickes Gypsplättchen und somit ca. 4 mal stärker wirken, als die tetragonalen Krystalle. Auf Grund dieser Thatsache hat denn auch HOLZNER den Schluss gezogen, dass die ebenfalls durch starke Anisotropie ausgezeichneten Raphiden dem monosymmetrischen Krystallsystem angehören, wenn auch eine genauere krystallographische Bestimmung derselben nicht möglich ist. Erwähnen will ich noch an dieser Stelle, dass die Raphiden zuweilen deutlich gefärbt erscheinen, offenbar in Folge davon, dass bei der Krystallisation Farbstoffe mit niedergerissen werden. Diese Raphiden zeigen dann auch einen ganz bedeutenden Pleochroismus (cf. pag. 551). So erschienen z. B. die im Blattstiel von *Alocasia odorum* enthaltenen Raphidenbündel beim Drehen derselben über dem Analysator in einer Stellung fast vollkommen farblos, in der dazu senkrechten aber dunkelbraun mit einem bläulichen Schimmer.

Die Krystalldrusen gehören, wie Uebergangsformen zu einfachen Krystallen häufig deutlich erkennen lassen, theils dem tetragonalen, theils dem monosymmetrischen Krystallsystem an.

Sphaerokrystalle von Calciumoxalat wurden zuerst in den Mycelzellen von *Phallus caninus* aufgefunden (cf. DE BARY I, 11). Unter den Phanerogamen sind sodann ähnliche Gebilde, die höchst wahrscheinlich zum grössten Theil aus Calciumoxalat bestehen, von HEGELMAIER (III, 296) bei *Elisanthe noctiflora* und *Silene Cucubalus* beobachtet, bei denen sie der Samenschale aufgelagert sein sollen. Neuerdings hat jedoch MOEBIUS (I) bei einigen *Cacteen (Phyllocactus, Cereus* etc.) wohl ausgebildete Sphaerokrystalle von Calciumoxalat auch im Innern lebender Zellen aufgefunden. Dieselben sollen übrigens stets nur an ganz bestimmten Stellen auftreten und auch keineswegs bei allen Arten der genannten Familie anzutreffen sein.

Verwandt mit den Sphaerokrystallen sind endlich wohl auch die von I. KLEIN (III, 338) im Fruchtkörper von *Pilobolus* aufgefundenen stabförmigen Gebilde, die häufig an den Enden keulenartig angeschwollen oder auch zu mehren kreuzartig vereinigt sind und ebenfalls aus oxalsaurem Kalk bestehen sollen.

Die Entstehung der Calciumoxalatkrystalle erfolgt wohl jedenfalls in den meisten Fällen innerhalb des Cytoplasmas. Hierfür spricht auch die leicht zu beobachtende Thatsache, dass die meisten Krystalle, wenn sie langsam in verdünnnter Salzsäure gelöst werden, eine aus Proteïnstoffen bestehende Hülle zurücklassen, die namentlich nach Jodzusatz deutlich hervortritt. Bei den Krystalldrusen findet man auch häufig, wie schon SANIO (I) angiebt, einen ebenfalls aus Proteïnstoffen bestehenden Kern, der durch die gleiche Behandlungsweise sichtbar gemacht werden kann.

Den plasmatischen Einschlüssen des Plasmakörpers, dem Zellkern und den Chromatophoren, fehlen dagegen Calciumoxalatkrystalle gänzlich und auch die in den Proteïnkörnern auftretenden Krystalle entstehen, wie bereits pag. 573 hervorgehoben wurde, stets im Cytoplasma und werden erst nachträglich von der Grundmasse der Proteïnkörner umhüllt.

In anderen Fällen dürften jedoch die Calciumoxalatkrystalle im Zellsaft entstehen. Jedenfalls lässt sich im ausgebildeten Zustande der Krystalle häufig ein Zusammenhang derselben mit dem Plasmakörper nicht mehr nachweisen; auch konnte ich z. B. an den Krystallen des Blattes von *Tradescantia discolor* keine Spur einer plasmatischen Umhüllung auffinden.

Im Gegensatz zu den soeben erwähnten Pflanzen werden jedoch bei anderen die Krystalle im ausgebildeten Zustande von einer Cellulosemembran vollkommen eingehüllt, die sich entweder der Zellmembran direkt anlegt oder durch Cellulosebalken mit dieser in Verbindung steht (cf. Fig. 23, III u. IV). Derartige Krystalle wurden zuerst von Rosanoff (I) im Mark von *Kerria japonica* und *Ricinus communis* und bei verschiedenen Aroideen aufgefunden; später wurden dieselben aber noch von verschiedenen Autoren in anderen Pflanzen beobachtet (de la Rue (I) *Hoya carnosa*; Pfitzer IV: *Citrus vulgaris* und Rinde von *Salix aurita, Populus italica* u. a. Laubbäumen; Poulsen I: Fruchtfleisch von *Rosa*, Blattstielbasis der Phaseoleen; von Höhnel III, 592: *Quercus Suber*, Korkzellen; le M. Moore (I, 622). Endosperm von *Manihot Glaziovii)*.

Die Zellstoffumhüllungen kommen bei *Citrus vulgaris* nach den Untersuchungen von Pfitzer (IV) derartig zu Stande, dass die frei im Cytoplasma entstandenen Krystalle zunächst allseitig von einer Cellulosemembran umgeben werden, die erst nachträglich mit der äusseren Zellmembran, die sich auf der dem Blattinneren zugewandten Seite ringförmig verdickt, verschmilzt.

Eine sehr abweichende Entwicklungsgeschichte wird jedoch von de la Rue (I) für die an Cellulosebalken suspendirten Krystalle von *Pothos* angegeben. Es soll sich hier nämlich zunächst eine Falte an der Zellwand bilden, die allmählich zu einem schlauchartigen Körper heranwächst, in dessen Inneren sodann körniger Inhalt auftritt, der sich schliesslich in eine Krystalldrüse verwandelt.

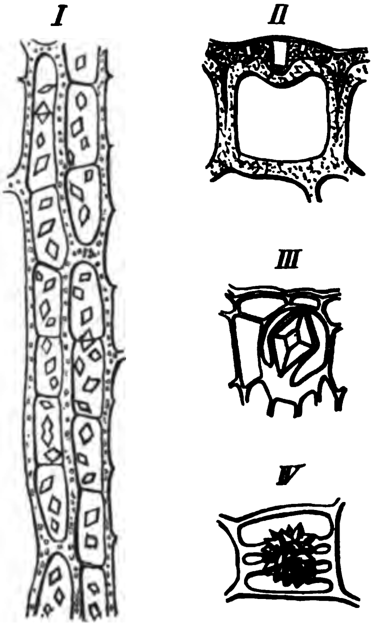


Fig. 23. (B. 559.)

I u. II Epidermis von *Dracaena reflexa*. I Flächenansicht (400), II Querschnitt (1200). III Querschnitt der oberen Epidermis und der darunter liegenden Schicht eines Blattes von *Citrus vulgaris* (400). IV Markzelle von *Kerria japonica*. I bis III nach Pfitzer; IV nach Rosanoff.

Während sich nun in den soeben besprochenen Fällen die Calciumoxalatkrystalle immer noch im Inneren der Zelle befanden, sind nun endlich bei einer Anzahl von Pflanzen die Krystalle der die Zelle nach aussen abschliessenden Zellmembran eingelagert. So hat namentlich Solms-Laubach (I) nachgewiesen, dass bei den *Coniferen* solche Einlagerungen sehr verbreitet sind: sie finden sich namentlich häufig in den Radialwänden der Rinde (alle *Cupressineen* u. a.), in den Membranen der stark verdickten Bastzellen *(Taxus, Welwitschia* u. a.) und in den Aussenwänden der Epidermiszellen *(Ephedra, Dammara* u. a.). In den Membranen der Epidermiszellen wurden von Solms Krystalle von oxalsaurem Kalk ausserdem bei *Sempervivum* und *Mesembryanthemum*-Arten aufgefunden; ebenso hat Pfitzer (IV, 98) auch bei verschiedenen *Dracaena* spec. *(D. reflexa, arborea, Draco* u. a.) in den Epidermiszellen Calciumoxalatkrystalle nachgewiesen; dieselben liegen hier, wie Fig. 23, I u. II, zeigt, innerhalb der Cuticularschichten. Von Marloth (I, 246 u. 254) wurden ferner Krystalle von oxalsaurem

Kalk auch in den Membranen der Samenschalen einer ganzen Anzahl von Pflanzen angetroffen (so z. B. bei *Chelidonium)*. Schliesslich sind die erwähnten Krystalle auch in der Membran der eigenartigen Idioblasten nachgewiesen, die im Blattstiel und Stengel von *Nymphaea* und *Nuphar* wie Sternhaare in die grossen Intercellularräume hineinragen. Die Krystalle befinden sich hier stets dicht unter der Oberfläche und veranlassen die knötchenartigen Erhebungen derselben. Sie ragen jedoch nach den Untersuchungen von Schenck (I, 36) niemals frei nach aussen, sondern sind stets von einer feinen Membran überzogen.

Die Entwicklung der in der Membran enthaltenen Krystalle ist bei den verschiedenen Pflanzen eine verschiedene. Meist werden dieselben wohl jedenfalls einfach der Membran auf deren Innenseite aufgelagert und gelangen erst bei der nachträglichen Verdickung der Membran in das Innere derselben. Dies ist z. B. der Fall bei den Bastzellen von *Taxus* (cf. Strasburger I, 34) und nach Schenck (I) bei den Idioblasten von *Nymphaea*.

Wie jedoch zuerst von Pfitzer (IV, 101) besonders hervorgehoben wurde, entstehen in den Wurzeln von *Biota* und *Juniperus virginiana* die in der Mittellamelle liegenden Krystalle im Innern der bereits beträchtlich verdickten Membran und ohne direkte Berührung mit dem Cytoplasma.

5. Calciumcarbonat.

Der kohlensaure Kalk besitzt zwar innerhalb des Pflanzenkörpers eine bedeutend geringere Verbreitung als der soeben besprochene oxalsaure Kalk, immerhin ist derselbe doch bereits in einer ganzen Anzahl systematisch zum Theil sehr entfernt stehender Pflanzen beobachtet. Allerdings findet sich der kohlensaure Kalk nur in wenigen Fällen im Innern der Zellen, meist ist er der Membran ein- oder aufgelagert.

Zum mikrochemischen Nachweis des Calciumcarbonates bedient man sich zunächst einer beliebigen Säure, die die Kohlensäure auszutreiben im Stande ist, wie z. B. Essigsäure oder Salzsäure. Bei Zusatz derselben entweicht natürlich die Kohlensäure in Blasenform. Von Melnikoff (I, 30) wurde jedoch darauf hingewiesen, dass es zum Nachweis geringer Kohlensäuremengen nothwendig ist, concentrirte Säuren anzuwenden und auch dafür zu sorgen, dass dieselben möglichst schnell auf den zu prüfenden Körper gelangen; offenbar wird ja die frei werdende Kohlensäure um so leichter, ohne in Blasenform ausgeschieden zu werden, von dem Präparationswasser absorbirt und durch Diffusion fortgeleitet werden können, je langsamer die Abscheidung derselben erfolgt.

Zur Nachweisung des Calciums kann zweckmässig die ebenfalls von Melnikoff vorgeschlagene Lösung von oxalsaurem Ammon, die mit einigen Tropfen Essigsäure angesäuert ist, dienen. Ein Zusatz dieser Lösung bewirkt die Bildung der charakteristischen Krystalle von oxalsaurem Kalk in der unmittelbaren Umgebung des in Lösung übergehenden kohlensauren Kalkes.

Was nun zunächst die oberflächlichen Kalkkrusten anlangt, die von verschiedenen Autoren an diversen Wasserpflanzen beobachtet sind, so erfordern dieselben hier keine weitere Berücksichtigung, da sie jedenfalls einfach von Aussen auf der Oberfläche niedergeschlagen werden. Auch die an verschiedenen Landpflanzen (Farnen, Saxifrageen und Plumbagineen cf. de Bary III, 113) beobachteten Kalkschüppchen und Kalkkrusten sind für die Zellenlehre nicht von besonderem Interesse, wenn sie auch aus dem Innern des Pflanzenkörpers stammen und durch Verdunstung des aus den Wasserspalten (Saxifrageen) oder aus eigenartigen Drüsen (Plumbagineen, cf. VOLKENS I) abgeschiedenen kalkhaltigen Wassers entstehen.

In sehr verschiedener Weise kommen dagegen nach den Untersuchungen von COHN (IV, 35) die Kalkkrusten der Algen zu stande. Dieselben sind zunächst bei den *Characeen* sehr verbreitet und entstehen hier einerseits ebenfalls durch Auflagerung auf die Aussenseite der Zellmembran, andererseits soll aber auch stets kohlensaurer Kalk auf der Innenseite der Zellmembran abgeschieden werden; bei *Chara aspera* soll nach COHN die Kalkkruste sogar lediglich durch Auflagerung von Calciumcarbonat auf die Innenseite der Membran der Rindenzellen bewirkt werden. Bei *Halimeda* wird dagegen der kohlensaure Kalk in den Intercellularräumen abgelagert, während bei anderen Algen in der Intercellularsubstanz *(Hydrurus, Chaetophora* u. a.) oder in anderen Schichten der Membran *(Acetabularia)* die Abscheidung der genannten Verbindung stattfinden soll.

Abweichend von den bisher erwähnten Algen, bei denen die Kalkabscheidungen stets eine solche Grösse haben, dass sie unter dem Mikroskop leicht erkannt werden können, verhalten sich endlich *Corallina, Jania* u. a., bei denen eine so feine Vertheilung des Calciumcarbonates in der Membran stattfindet, dass es nicht möglich ist, einzelne Krystalle oder überhaupt irgend welche geformte Körper in der Membran nachzuweisen, die vielmehr gleichmässig mit kohlensaurem Kalk inkrustirt zu sein scheint. Die Zellmembran bleibt bei diesen Algen nach Auflösung des Calciumcarbonates durch verdünnte Säuren vollkommen erhalten, und es lassen sich in dieser auch keine Löcher, die vorher mit der genannten Verbindung erfüllt gewesen wären, nachweisen.

Aehnliche Inkrustationen der Membran sind auch bei einigen Phanerogamen beobachtet worden. So sollen nach DE BARY (III, 112) die Haare vieler *Cruciferen (Capsella, Alyssum* u. a.), nach SCHENCK (I, 21) auch die von *Cornus sibirica* stark mit kohlensaurem Kalk inkrustirt sein. Nach HABERLANDT (II, 126) verdanken ferner die Brennhaare der *Loasaceen* einer solchen Inkrustation ihre Sprödigkeit. Sodann hat H. v. MOHL (I, 227 und 229) bereits nachgewiesen, dass die Haare verschiedener Boragineen *(Lithospermum* u. a.) und Compositen *(Helianthus* u. a.) an ihrem unteren oder oberen Ende mit einer deutlich geschichteten Masse ausgefüllt und ausserdem an ihrer Basis mit einem Kranz von Zellen umgeben sind, die auf der dem Haare zugekehrten Seite ebenfalls starke Verdickungen besitzen, die häufig knötchenartig mehr oder weniger tief in das Lumen der betreffenden Zellen hineinragen und dasselbe häufig fast vollkommen erfüllen. Die Membranen dieser Haare sind nun, ebenso wie die Verdickungen der umgebenden Zellen durch starke Verkalkung ausgezeichnet, so dass sich aus ihnen bei Säurezutritt ein lebhafter Blasenstrom entwickelt.

Die soeben beschriebenen Pflanzen bilden nun den Uebergang zu denjenigen, bei denen die Verkalkung lediglich auf bestimmt gestaltete weit in das Lumen der Zelle hineinragende Cellulosepartien beschränkt ist; man bezeichnet diese mit Calciumcarbonat inkrustirten Gebilde jetzt allgemein als Cystolithen. Dieselben sind zunächst in der Familie der Acanthaceen und Urticaceen sehr verbreitet, sind jedoch auch in diesen keineswegs bei allen Arten anzutreffen. So fehlen sie z. B. den Gattungen *Dorstenia* und *Acanthus*. Ausserdem finden sich Cystolithen noch bei *Celtis*, während sie der verwandten Gattung *Ulmus* fehlen sollen. Von RUSSOW (I, 34) wurden ferner auch in den Wurzeln von *Rinanthus*

Cystolithen beobachtet; endlich hat PENZIG (I) auch bei zwei Cucurbitaceen (*Momordica Charantia* und *M. echinata)* Cystolithen aufgefunden.

Bei den meisten *Acanthaceen* sind die Cystolithen in fast allen Geweben anzutreffen, während sie bei den *Urticaceen* mit Ausnahme von *Pilea* lediglich auf die Epidermiszellen beschränkt zu sein scheinen, und zwar sitzt der Stiel derselben dann stets der nach Aussen gekehrten Membran an. Bei *Urtica nivea*, verschiedenen *Broussonetia* und *Ficus* spec. sitzen die Cystolithen der äusseren Wandung einer Haarzelle an, die auch häufig noch wie bei den erwähnten Borragineen mit kalkhaltiger Masse verdickt ist (cf. PAYEN I, pag. IV, Fig. 2, 3 und 6 und SCHACHT I, 143). Abweichend verhalten sich dagegen die Cystolithen der Cucurbitaceen; diese sind zwar nach PENZIG ebenfalls nur in den Epidermiszellen anzutreffen, sitzen aber stets den senkrecht zur Oberfläche stehenden Wänden an und zwar so, dass die Cystolithen benachbarter Zellen stets denselben Ausgangspunkt haben. Bei *Momordica Charantia* sollen sich die Cystolithen sogar häufig, ähnlich wie die Sphaerokrystalle des Inulins, über ganze Zellcomplexe hin ausdehnen, dadurch dass ein Cystolith nach verschiedenen Seiten hin mit der Membran der Mutterzelle verwächst und dann auch auf der anderen Seite der Membran in der benachbarten Zelle die Cystolithenbildung fortschreitet.

Die Gestalt der Cystolithen ist bei den verschiedenen Pflanzen eine sehr verschiedene, nur darin stimmen sie alle überein, dass der Hauptkörper derselben stets eine mit warzenartigen Erhebungen versehene Oberfläche besitzt. Bei den meisten *Ficus*arten besitzt dieser Körper eine rundliche oder etwas längliche Pinienzapfen-ähnliche Gestalt und sitzt einem meist ziemlich langen stets leicht nachweisbaren Stiele auf. Bei *Pilea* und den meisten *Acanthaceen* sind die Cystolithen aber mehr in die Länge gestreckt, zuweilen auch hirschgeweihartig verzweigt; ein Stiel ist bei ihnen im ausgebildeten Zustande nach den übereinstimmenden Angaben von RICHTER (I), und RUSSOW (I) häufig nicht mehr nachzuweisen.

Dass nun diese Cystolithen in der That eine aus Cellulose bestehende Grundmasse enthalten, lässt sich, wenn man mit verdünnter Säure den kohlensauren Kalk entfernt hat, leicht nachweisen; es hinterbleibt dann ein Körper, der allerdings bedeutend geringere Lichtbrechung, aber noch dieselbe Gestalt wie der unversehrte Cystolith besitzt und durch Chlorzinkjod deutlich blau gefärbt wird. Man beobachtet an diesem Celluloseskelett namentlich bei den *Ficus*-Arten stets auch eine deutliche Schichtung parallel der Oberfläche und senkrecht zu dieser verlaufende Streifung. Der Stiel des Cystolithen verliert dagegen bei der Behandlung mit verdünnten Säuren nicht an Dichtigkeit und es ist auch namentlich von MELNIKOFF (I) nachgewiesen, dass die Incrustation mit Calciumcarbonat nur auf den geschichteten Theil des Cystolithen beschränkt ist.

Die Entwicklung der Cystolithen wurde bisher namentlich bei *Ficus*-Arten untersucht; sie erfolgt bei diesen in der Weise, dass zunächst eine völlig kalkfreie Verdickung an der Aussenwand der Epidermiszellen gebildet wird, die allmählich zu dem cylindrischen Stiele auswächst und sich dann an ihrer Spitze mit geschichteter Substanz umgiebt. In diese findet nun nach den Untersuchungen von MELNIKOFF (I) höchst wahrscheinlich nicht sogleich eine Einlagerung von Calciumcarbonat statt, vielmehr muss in derselben zuerst eine andere Calciumverbindung auftreten. Der genannte Autor fand nämlich, dass bei jüngeren Cystolithen die Kohlensäureentwicklung nach Säurezusatz häufig ganz unterbleibt, obwohl dieselben nachweislich durch die Säure an Dichtigkeit verlieren, und auch nach Zusatz von oxalsaurem Ammon in der unmittelbaren Umgebung der betreffenden Cystolithen Krystalle von Calciumoxalat entstehen. Diese Calciumverbindung soll nun nach Melnikoff auch in Wasser löslich sein; über ihre Zusammensetzung lässt sich jedoch zur Zeit noch nichts Bestimmtes aussagen.

Das erste Auftreten des Calciumcarbonates innerhalb der Cystolithen steht auch keineswegs in einem bestimmten Verhältniss zur Grösse derselben, da bald relativ kleine Cystolithen bei Säurezusatz Kohlensäureblasen entwickeln, bald an relativ grossen noch keine Spur von Blasenentwicklung zu beobachten ist. Ob nun aber die ohne Blasenbildung sich in Säuren lösende Calciumverbindung auch in den völlig entwickelten Cystolithen enthalten ist, lässt sich mit den derzeitigen Reactionsmethoden nicht nachweisen.

Von Interesse ist noch, dass nach den Beobachtungen von Chareyre (I) bei Culturen in Calcium-freien Nährstofflösungen die Bildung des geschichteten Theiles der Cystolithen ganz unterbleibt und nur der Stiel ausgebildet wird. Derselbe Autor constatirte auch, dass nach 14-tägigem Etiolement in den Blättern von *Ficus elastica* aller kohlensaure Kalk aus den Cystolithen verschwunden war, während derselbe bei nachheriger Beleuchtung nach 1½—2 Monaten von neuem erschien. Es lässt dies offenbar darauf schliessen, dass der kohlensaure Kalk in den Cystolithen nicht einfach als ein Excret zu betrachten ist; in welcher Weise derselbe jedoch in den Chemismus der Pflanze eingreift, lässt sich aus den vorliegenden Untersuchungen nicht entnehmen. Ich will in dieser Beziehung nur noch erwähnen, dass nach den Beobachtungen von Chareyre Etiolement an den Cystolithen der *Acanthaceen* keine Veränderungen hervorbringt.

Gehen wir nun zu den Fällen über, wo der kohlensaure Kalk frei im Innern der Zellen auftritt, so ist zunächst die von Molisch (II) zuerst beschriebene Ablagerung von Calciumcarbonat im Kernholz der meisten einheimischen Laubbäume (*Ulmus campestris, Acer, Fagus* u. a.) zu erwähnen. Dieselbe tritt namentlich in den Gefässen und Tracheïden ein, in manchen Fällen werden jedoch auch alle übrigen Bestandtheile des Holzkörpers mit kohlensaurem Kalke derartig ausgefüllt, dass nach dem Glühen derartiger Holzstücke vollständige Abgüsse vom Lumen der betreffenden Zellen übrig bleiben, an denen sich sogar noch die Tüpfel und Tüpfelhöfe deutlich erkennen lassen.

Die Ablagerung wurde von Molisch in den Markstrahlen entwicklungsgeschichtlich verfolgt; sie beginnt hier stets an der Innenfläche der Wand und schreitet von dort aus centripetal fort.

Die gleiche Kalkablagerung wie im Kernholz tritt übrigens nach Molisch auch in alten Markzellen, im verfärbten Wundholz und in alten Astknoten auf; dagegen beobachtete Molisch Kalkablagerungen im Splintholze nur bei *Anona laevigata*, und zwar waren bei dieser die meisten Gefässe mit Calciumcarbonat erfüllt.

Ebenso sind nun auch in verschiedenen Pericarpien und Samenschalen (*Celtis australis, Lithospermum officinale* und *Cerinthe glabra*) namentlich die äussersten Zellen fast ganz mit krystallinischen Massen von Calciumcarbonat ausgefüllt, die nur wenige Reste von organischer Substanz zwischen sich lassen; zuweilen zeigt allerdings auch die in diesen Zellen enthaltene Kalkmasse in der Mitte eine Höhlung, was dafür spricht, dass die Abscheidung des Calciumcarbonates in diesen ebenfalls centripetal erfolgt (cf. Melnikoff I, 53).

Bei dem Lebermoose *Blasia pusilla* hat ferner Leitgeb (II, 30) im achsilen Zellstrang Zellen aufgefunden, die in ihrem Inneren Calciumcarbonat enthielten, Dasselbe trat theils in Form unregelmässiger Körner, theils auch in kleinen Krystallen auf und füllte die betreffenden Zellen häufig vollkommen aus.

Schliesslich mag noch auf die in zahlreichen Myxomyceten vorkommenden Kalkablagerungen hingewiesen werden. Dieselben treten bei diesen namentlich innerhalb des Fruchtkörpers in reichlicher Menge auf, in dem die verschiedenartigsten Theile (Hülle, Capillitium, Stiel, Columella und Hypothallus) als Ablagerungsstätten functioniren können.

Nicht selten kommt hier der kohlensaure Kalk in deutlich krystallinischer Form vor, namentlich sind morgensternartige Drusen häufig beobachtet. Uebrigens ist Calciumcarbonat auch in den Plasmodien und Amoeben anzutreffen, doch tritt er hier stets nur in geringerer Menge und in Form kleiner Körnchen auf. (Ueber weitere Details bei den Myxomyceten cf. ZOPF I, 72).

6. Calciumsulfat.

Calciumsulfat oder Gyps ist mit Sicherheit bei einer Anzahl Desmidiaceen im Innern der Zellen beobachtet und zwar ist, wie durch die neueren Untersuchungen von A. FISCHER (VI) nachgewiesen wurde, auch in der genannten Algenfamilie sein Vorkommen keineswegs ein allgemeines, sondern es giebt neben gänzlich gypsfreien Gattungen, wie *Staurastrum*, *Desmidium* u. a. auch solche, die bald Krystalle führen, bald nicht, wie *Cosmarium*, *Euastrum*. Durch stetigen Gehalt an Krystallen sollen dagegen z. B. *Closterium* und *Penium* ausgezeichnet sein.

Zur Nachweisung des Gypses benutzte FISCHER die zumeist schon von HOLZNER zur Unterscheidung von oxalsaurem und schwefelsaurem Kalk vorgeschlagenen Reactionen: Schwefelsäure lässt den Gyps natürlich unverändert und in der Kälte ungelöst; Baryumchlorid verwandelt denselben in Baryumsulfat, das nun in Salzsäure und Salpetersäure unlöslich ist; Glühen endlich lässt die Gypskrystalle unverändert. Ferner sind die Gypskrystalle unlöslich in Essigsäure, lösen sich in kalter Kalilauge, Salz- oder Salpetersäure langsam, beim Erhitzen aber sofort.

Eine krystallographische Bestimmung der Gypskrystalle ist bei ihrer Kleinheit nicht möglich. FISCHER konnte jedoch an denselben eine geringe Anisotropie constatiren.

Die Gypskrystalle entstehen nach FISCHER stets im Cytoplasma, sie können aber später auch in den Zellsaft gelangen. So befinden sich in den bekannten rundlichen Vacuolen an den Enden der Closteriumzellen stets eine Anzahl von Gypskryställchen, die hier in lebhafter Molekularbewegung begriffen sind.

Ueber die Rolle, welche diese Gypskrystalle im Stoffwechsel der Pflanze spielen, ist zur Zeit noch nichts Sicheres festgestellt. FISCHER konnte eine Auflösung von Gypskrystallen niemals beobachten und betrachtet sie deshalb als Ausscheidungsprodukte.

Ausserdem giebt neuerdings HANSEN (IV, 10) an, dass in verschiedenen *Angiopteris* und *Marattia* spec. kleine Krystalle vorkommen, die meist sechseckige Täfelchen oder Zwillingsbildungen darstellen und nach den von ihm ausgeführten allerdings nicht ganz beweiskräftigen Reactionen aus einem Gemisch von Calcium- und Magnesiumsulfat bestehen sollen.

7. Calciumphosphat.

Ausscheidungen von phosphorsaurem Kalk sind innerhalb der lebenden Pflanzenzelle bislang nur in einem Falle beobachtet worden, nämlich in den

Blättern von Wasserkulturexemplaren von *Soja hispida* und *Robinia-Pseudo-Acacia.* Sie traten bei diesen nach den Angaben von NOBBE, HÄNLEIN und COUNCLER (I, 471) in Form rundlicher Körper auf, die in Wasser, Alkohol und Alkalien unlöslich waren, sich in Essigsäure, aber ohne Blasenentwicklung lösten. Mit neutraler Lösung von Silbernitrat färbten sie sich sofort intensiv gelb. Den Calciumgehalt der betreffenden Körper schlossen die genannten Autoren nur daraus, dass dieselben auch in magnesiumfreien Nährstofflösungen sich bildeten, in calciumfreien dagegen fehlten.

Weitere Angaben über das Vorkommeu von festem Calciumphosphat in der lebenden Pflanzenzelle fehlen; dahingegen wissen wir namentlich durch die Untersuchungen von HANSEN (IV), dass der phosphorsaure Kalk häufig in grosser Menge gelöst in der Pflanzenzelle vorkommt und sich beim Eintragen der betreffenden Pflanzenzellen in absoluten Alkohol in Form sehr schön ausgebildeter Sphaerokrystalle in diesen abscheidet.

8. Kieselkörper.

Während die Incrustation von Kieselsäure in die Zellmembran, auf die wir im nächstfolgenden Abschnitte zu sprechen kommen werden, schon lange allgemein bekannt ist, haben die im Innern der Zelle auftretenden, aus Kieselsäure bestehenden Körper, die im Folgenden einfach als Kieselkörper bezeichnet werden sollen, bisher nur wenig Beachtung gefunden, obwohl sie, wie wir gleich sehen werden, bereits in einer ganz beträchtlichen Anzahl von Pflanzen beobachtet sind.

Was nun zunächst die mikrochemischen Reactionen der Kieselkörper anlangt, so sind dieselben dadurch ausgezeichnet, dass sie durch Glühen nicht verändert werden und in allen Säuren unlöslich sind, mit alleiniger Ausnahme der Fluorwasserstoffsäure, die wieder umgekehrt die organischen Substanzen nicht angreift. Man kann somit die Kieselkörper völlig isoliren, wenn man die betreffenden Pflanzentheile zunächst mit Salpetersäure auszieht und dann auf einem auf Platinblech gelegten Deckglas bis zur vollständigen Zerstörung der organischen Substanz glüht. Einfacher noch ist die von SACHS vorgeschlagene Methode, die betreffenden Schnitte ohne vorherige Behandlung mit Salpetersäure auf dem Deckglas mit einem Tropfen Schwefelsäure zu erhitzen und nach Verdampfung derselben zu glühen. Endlich kann aber die Isolirung der Kieselkörper auch ohne Glühen nach der von CRÜGER (II) zuerst angewandten Methode erreicht werden; nach dieser werden die betreffenden Pflanzentheile der gleichzeitigen Wirkung von Chromsäure und Schwefelsäure ausgesetzt, die ebenfalls alle organischen Substanzen zerstört.

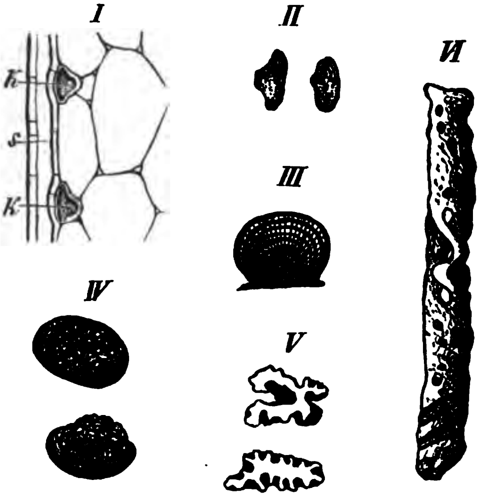
CRÜGER empfiehlt zu diesem Zwecke ein Gemisch von 1 Thl. Kaliumbichromat, 1 Thl. conc. Schwefelsäure und 6 Thln. Wasser; gute Resultate erhält man auch, wenn man nach der von MILIARAKIS (I) vorgeschlagenen Methode die zu untersuchenden Pflanzentheile zunächst mit concentrirter Schwefelsäure behandelt und dann 20% Chromsäure zusetzt.

Die Kieselkörper wurden nun zuerst von CRÜGER (II) in einer westindischen Chrysobalanee, die die sogenannte *Cauto*-Rinde liefert, beobachtet. Der genannte Autor fand bei dieser namentlich in der Rinde und in den die Gefässbündel des Blattes begleitenden Zellen rundliche, zum Theil hohle Körper, die ihrem chemischen Verhalten nach aus Kieselsäure bestehen müssen. In der Rinde des *Cauto*-Baumes beobachtete CRÜGER sogar, dass in den meisten Fällen das ganze Lumen der Zellen, selbst die feinsten Poren der Membran mit Kieselsäure angefüllt waren, während die Membran selbst zunächst wenigstens siliciumfrei geblieben war.

Sodann hat H. v. Mohl (I, 230) bei einer grösseren Anzahl von Chrysobalaneen, Dilleniaceen und Magnoliaceen theils in der Epidermis, theils in den die Gefässbündel begleitenden Zellen Kieselkörper aufgefunden. Diese Kieselkörper füllen bei den meisten Arten die betreffenden Zellen vollkommen aus, bei anderen bilden sie nur ein grosses rundliches Korn innerhalb derselben. Die Membranen der kieselkörperhaltigen Zellen sind bald ebenfalls verkieselt, bald aber siliciumfrei. In letzterem Falle müssen die Kieselkörper natürlich bei der Zerstörung der organischen Substanz auseinanderfallen.

Eine allgemeinere Verbreitung von Kieselkörpern innerhalb der Pflanzenzellen wurde sodann von Rosanoff (III) nachgewiesen. Nach seinen Angaben sollen nämlich bei einer grossen Anzahl von Orchideen und bei allen untersuchten Palmen, ferner bei *Maranta compressa* und *Arundinaria spathiflora* die Gefässbündel des Blattes, des Blattstieles und der Wurzel zum Theil von Kieselkörper führenden Zellen umgeben sein (cf. Fig. 24, I).

Dieselben besitzen nach Rosanoff bei den Palmen stets traubenförmige Gestalt (cf. Fig. 24, IV) und füllen die betreffenden Zellen, in denen sie meist in Einzahl, selten zu mehreren enthalten sind, fast vollkommen aus. Bei den Orchideen haben sie nach der Beschreibung von Pfitzer (III, 245) meist die Form einer in der Mitte einseitig verdickten Scheibe (Fig. 24, II).



(B. 560.) Fig. 24.

I Blattstiel von *Caryota sobolifera*, Längsschnitt; s Bastzelle; k Kieselkörper (250). II Durch Glühen isolirte Kieselkörper von *Oncidium leucochilum*. III Kieselkörper von *Galipea macrophylla*. IV Id. von *Caryota urens*, in verschiedenen Lagen. V Kieselkörper aus dem Blatt von *Tristicha hypnoides* (220). VI Id. aus dem Thallus ders. Pflanze (220). II nach Pfitzer, III u. IV nach Rosanoff, V und VI nach Cario.

Ausserdem fand Rosanoff (II, 767) Kieselkörper auch in den zweijährigen Blättern der tropischen Diosmee *Galipea macrophylla*. Dieselben treten hier in der Umgebung der am Blattrande verlaufenden, nur aus Bastzellen bestehenden Stränge auf, besitzen meist rundliche Gestalt und zeigen häufig eine deutliche Schichtung und radiale Streifung nach Art der Sphaerokrystalle (Fig. 24, III). Sie sitzen stets der den Bastzellen zugekehrten Membran der betreffenden Zellen an, die aber ausserdem stets noch andere Inhaltskörper, wie Stärke, Chlorophyllkörper und Plasmareste einschliessen.

Endlich sind von Cario (I, 28) auch bei *Tristicha hypnoides*, einer Podostemonee, Kieselkörper beobachtet. Ihre Gestalt ist hier eine sehr mannigfache, bald spindelförmig, bald cylindrisch, bald sternförmig, ausserdem sind sie an ihrer Oberfläche häufig mit ringförmigen Leisten bedeckt, nicht selten finden sich an denselben auch Durchbohrungen und unregelmässige Aushöhlungen (cf. Fig. 24, V und VI).

Nach WARMING (cf. Jahresb. 1880, pag. 403) enthalten übrigens alle Podostemoneen derartige Kieselkörper.

9. Eisen.

Eisensalze finden sich als Incrustation der Zellmembran namentlich bei verschiedenen Spaltpilzen (*Cladothrix* und *Crenothrix*) und bei der Desmidiaceengattung *Closterium* (cf. KLEBS, IV, 383). Ferner bildet Eisen, wohl als Eisenoxydhydrat, bei manchen Conferven dicke Krusten auf der Membran; dieselben haben bald die Form von Gürteln, die in regelmässigen Abständen auf einander folgen, bald umschliessen sie auch als zusammenhängende Hülle die ganze Alge.

Dass wir es in diesen Fällen wirklich mit Eisen zu thun haben, lässt sich mit Hilfe von Ferrocyankalium, dem etwas Salzsäure zugesetzt ist, leicht nachweisen; es werden durch dies Reagens die betreffenden Körper direct in Berliner Blau verwandelt.

Von HANSTEIN (IV) wurde die Bildung der Eisenablagerungen bei einigen *Conferven* näher verfolgt, dieselben sollen dort stets innerhalb der äussersten Schicht der Membran entstehen und auch im ausgebildeten Zustande stets noch von einer zarten Membran überzogen sein.

10. Aschenskelette.

Während die bereits erwähnten Membranincrustationen von Calciumcarbonat und Eisensalzen wie wir sahen, nur auf eine geringe Anzahl von Pflanzen beschränkt sind, sind Einlagerungen anderer anorganischer Substanzen in jeder älteren Zellmembran enthalten; dieselben sind aber stets so fein in der Zellmembran vertheilt, dass es nicht möglich ist, sie direct unter dem Mikroskop zu beobachten. Man kann sich jedoch von dem Vorhandensein solcher anorganischer Einlagerungen leicht überzeugen, wenn man Schnitte aus einem beliebigen Pflanzentheile vorsichtig glüht, bis dieselben vollkommen weiss erscheinen und somit alle organische Substanz in ihnen zerstört ist. Das so entstandene Aschenskelett besitzt stets dieselbe feine Structur wie der unversehrte Schnitt, und man kann an demselben bei mikroskopischer Beobachtung die einzelnen Zellwände noch deutlich erkennen.

Im Allgemeinen bestehen nun diese Aschenskelette vorwiegend aus Kalium-, Calcium- und Magnesiumsalzen. Es geht dies daraus hervor, dass im allgemeinen die betreffenden Skelette sich in Säuren vollkommen auflösen und dass Schnitte, die vorher mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali behandelt waren, dann auch keine Aschenskelette geben.

In vielen Fällen tritt jedoch auch Kieselsäure in grosser Menge als Einlagerung der Zellmembran auf; zu ihrem Nachweis können die bereits bei Besprechung der Kieselkörper aufgeführten Methoden dienen; im Allgemeinen dürfte sich aber die Anwendung von Chromsäure und Schwefelsäure am meisten empfehlen.

Wie nun bereits von H. v. MOHL (I, II) hervorgehoben wurde, verhalten sich bezüglich der Stärke der Verkieselung systematisch sehr nahe stehende Arten häufig sehr verschieden; im Allgemeinen sind jedoch die Equisetaceen, Gramineen und Urticaceen durch starke Verkieselung ausgezeichnet; durchweg verkieselt sind dagegen allein die Membranen der Algenfamilie der Diatomeen.

Bei den Kormophyten erstreckt sich nun die Verkieselung namentlich auf die Aussenwände der Epidermiszellen im Stamm und Blatt; sie ist hier häufig eine so vollkommene, dass an den Kieselskeletten nicht nur die einzelnen Zellen sondern selbst die feinsten Structurverhältnisse, wie z. B. die knötchenartigen Verdickungen an den Spaltöffnungsschliesszellen von *Equisetum*, beobachtet werden können.

Häufig sind auch besonders die Haare durch starke Verkieselung ausgezeichnet (*Deutzia, Humulus* u. a.); bei den bereits pag. 599 erwähnten Boragineen und Compositen sind auch die die Haarbasis umgebenden Zellen stark verkieselt; ferner wurde auch von MOHL (I) beobachtet, dass die Verkieselung häufig bei den Haaren beginnt und sich erst von dort aus allmählich über die übrigen Epidermiszellen ausbreitet.

Von Interesse ist ferner das Verhalten des Spaltöffnungsapparates, insofern häufig nicht nur die Schliesszellen auch auf der dem Innern des Pflanzenkörpers zugekehrten Seite verkieseln, sondern auch die an die Athemhöhle grenzenden Membranen der subepidermalen Zellen in gleicher Weise mit Kieselsäure incrustirt werden.

Ebenso wie die Epidermiszellen sind nun nach den Untersuchungen von HÖHNEL's (III, 582) auch die Korkzellen bei einer Anzahl von Pflanzen (*Ulmus effusa, Morus alba* etc.) durch ganz bedeutende Verkieselung ausgezeichnet und zwar ist dieselbe höchst wahrscheinlich stets nur auf den verkorkten Theil der Korkzelle (die Suberinlamelle) beschränkt. Auf der anderen Seite zeigten allerdings auch Pflanzen, deren Epidermis durch starke Verkieselung ausgezeichnet ist, wie z. B. *Quercus suber* und *Deutzia gracilis* keine Spur von Verkieselung in den Korkzellen.

Bei einer Anzahl von Pflanzen findet auch eine Verkieselung der Gefässbündel des Blattes statt und bei einigen Pflanzen sind sogar die sämmtlichen Zellen des Blattes verkieselt (so bei *Fagus silvatica, Quercus suber* u. a. cf. MOHL I, 228).

Erwähnen will ich noch, dass auch die Cystolithen stets eine schwache Einlagerung von Kieselsäure enthalten, dass aber keineswegs, wie mehrfach behauptet wurde, gerade der Stiel durch starke Verkieselung ausgezeichnet ist.

Von Interesse ist schliesslich noch die Frage, ob die mit verkieselten Membranen versehenen Zellen noch lebensfähig sind, und ob sie ferner noch zu wachsen vermögen. Das erste ist nun, wie schon von MOHL (I) überzeugend dargethan wurde, entschieden der Fall. Der genannte Autor hat aber auch bereits bei *Deutzia scabra* ein Wachsthum der bereits verkieselten Epidermiszellen beobachtet; dahingegen scheint nach Messungen von MILIARAKIS (I) das Wachsthum verschiedener Haarzellen mit der Verkieselung zu erlöschen.

Kapitel 14.

Der Zellsaft und die übrigen flüssigen Einschlüsse der Zelle.

Als Zellsaft soll im Folgenden, wie dies auch meist in der Literatur geschieht, ausschliesslich die die Vacuolen erfüllende Flüssigkeit bezeichnet werden. Dieselbe ist vom Cytoplasma stets scharf geschieden, obwohl dieses ja ebenfalls eine dem flüssigen Aggregatzustande zum mindesten sehr nahe kommende Constitution besitzt. Die scharfe Grenze zwischen Zellsaft und Cytoplasma tritt namentlich dann sehr deutlich hervor, wenn der Zellsaft irgend einen Farbstoff gelöst enthält, das Cytoplasma aber vollkommen farblos ist.

Bezüglich der Entstehung der Vacuolen habe ich pag. 502, der allgemein verbreiteten Ansicht entsprechend, angegeben, dass dieselben in den jugendlichen Membranen ganz fehlen sollten. Nach neueren Untersuchungen von Went (cf. Bot. Zeitg. 1887, pag. 76) sind nun aber bereits in den Zellen der Vegetationspunkte kleine Vacuolen anzutreffen, die am besten dadurch sichtbar gemacht werden konnten, dass das betreffende Präparat mit einer 10% Lösung von Kalisalpeter behandelt wurde, die das Plasma bis auf die Wandung der Vacuolen zum Absterben bringt. Der genannte Autor hat ferner beobachtet, dass diese Vacuolen in der lebenden Zelle einem stetigen Wechsel unterworfen sind und sich bald theilen, bald auch mit einander verschmelzen. Er hat auch den Nachweis zu führen gesucht, dass die Vermehrung der Vacuolen, ebenso wie die des Zellkernes und die der Chromatophoren, ausschliesslich durch Theilung bewirkt werden möchte.

Was nun die chemische Constitution des Zellsaftes anlangt, so kann wohl als sichergestellt gelten, dass der Zellsaft die verschiedenartigsten Stoffe aufgelöst enthält und dass während der ganzen Lebensperiode der Zelle ein reger Stoffaustausch zwischen dem Zellsaft und dem Plasmakörper stattfindet. Leider ist es jedoch für die meisten Substanzen mit den zur Zeit üblichen mikroskopischen Reactionsmethoden nicht möglich, zu entscheiden, in welchem Verhältniss dieselben zwischen Zellsaft und Cytoplasma vertheilt sind, ob sie ausschliesslich in dem einen oder anderen enthalten sind. Es steht jedoch zu erwarten, dass durch Anwendung ganz verdünnter Reagentien, die wie die verdünnten Farbstofflösungen in den Pfeffer'schen Versuchen (cf. Pfeffer V) in den meisten Fällen die Lebensfähigkeit der Zellen nicht beeinträchtigen dürften, sich in dieser Beziehung manche sichere Aufschlüsse werden erlangen lassen.

Bei ausgewachsenen Zellen, in denen der Zellsaft den bei weitem grössten Theil des Zellumens erfüllt, während der Plasmakörper auf einen feinen Wandbeleg reducirt ist, lässt sich jedoch bereits jetzt für viele Substanzen mit Sicherheit angeben, dass sie im Zellsaft enthalten sein müssen, namentlich dann, wenn sie in der ausgepressten Lösung in solcher Menge nachweisbar sind, dass sie in der relativ geringen Masse des Plasmakörpers gar nicht gelöst sein konnten. Es lässt sich auf diese Weise der Nachweis liefern, dass Glycose, Rohrzucker, Inulin, Asparagin, verschiedene organische Säuren und anorganische Salze und andere Substanzen häufig in grosser Menge im Zellsaft enthalten sind.

Manche dieser Substanzen werden beim Conserviren der betreffenden Pflanzentheile unter Umständen in fester Form abgeschieden. So bewirkt namentlich Alkohol häufig die Bildung von wohl ausgebildeten Krystallen und Sphaerokrystallen innerhalb der Zellen. Die Sphaerokrystalle bestehen meist aus Inulin (cf. Prantl I) oder phosphorsaurem Kalk (cf. Hansen IV und Leitgeb III); in einigen Fällen sind auch Sphaerokrystalle von Hesperidin (Pfeffer VII) beobachtet, von anderen ist die Zusammensetzung zur Zeit noch nicht ermittelt. Es mag jedoch noch besonders hervorgehoben werden, dass derartige Sphaerokrystalle innerhalb der lebenden Pflanze niemals auftreten und stets erst durch Reagentienwirkung entstehen, während die pag. 596 erwähnten Sphaerokrystalle von Calciumoxalat bereits in der lebenden Pflanze enthalten sind.

Von den meisten der obengenannten Substanzen ist es nun aber zur Zeit unmöglich, zu entscheiden, ob sie nicht gleichzeitig, eventuell in stärkerer oder schwächerer Concentration, auch im Cytoplasma vorkommen. Dahingegen lässt sich diese Frage für die Farbstoffe natürlich relativ leicht beantworten: Es lässt sich für diese durch directe Beobachtung an der lebenden Zelle feststellen, dass die im Zellsaft enthaltenen Farbstoffe, die namentlich häufig blaue und rosarothe, nicht selten aber auch andere Farben besitzen, dem Plasmakörper vollständig fehlen. Dieser erscheint überhaupt, abgesehen von den Chromatophoren stets vollkommen farblos. Eine Ausnahme bilden in dieser Beziehung nur die chromatophorenfreien *Phycochromaceen*, und eine Anzahl von *Myxomyceten*, deren Plasmodien häufig vollständig von Farbstoffen durchdrungen sind (cf. Zopf I, 74).

An den mit gefärbtem Zellsaft versehenen Zellen wurde ferner von Went nachgewiesen, dass häufig in ein und derselben Zelle Vacuolen mit verschiedenem Inhalt vorkommen; so beobachtete er z. B. an den Blumenblättern von *Glycine sinensis*, dass neben der blauen Zellsaft führenden grossen Vacuole sich stets noch eine Anzahl farbloser Vacuolen in derselben Zelle befinden, die fast die Hälfte des Lumens derselben einnehmen können.

Als weitere flüssige Einschlüsse der Zellen sind nun namentlich die Oeltropfen und Gerbstoffkugeln zu nennen.

1. Unter der ersteren Bezeichung dürften zur Zeit am zweckmässigsten alle diejenigen im Innern der Pflanzenzelle auftretenden flüssigen Gebilde zusammengefasst werden, die nach den Angaben der verschiedenen Autoren aus ölartiger, wachsartiger oder harzartiger Substanz bestehen sollen; in den meisten Fällen ist es ja zur Zeit gar nicht möglich, über die faktische Zusammensetzung der betreffenden Gebilde sichere Angaben zu machen, da es bislang noch keine hinreichend zuverlässigen mikrochemisch ausfürbaren Unterscheidungsmethoden für fette und ätherische Oele, harz- oder wachsartige Substanzen giebt. Zum Nachweis ölartiger Körper im weitesten Sinne kann man jedoch neben den Löslichkeitsverhältnissen in kaltem oder heissem Alkohol, Aether, Chloroform etc. namentlich auch Osmiumsäure benutzen, die von denselben zu schwarzem Osmium reducirt wird, ferner Alkannatinktur, die eine intensive Rothfärbung der betreffenden Tropfen bewirkt.

Die Oeltropfen entstehen nun wohl jedenfalls in der bei weitem grössten Anzahl der Fälle innerhalb des Plasmakörpers und sind hier so häufig anzutreffen, dass ich auf eine Aufzählung einzelner Beispiele verzichte. Dahingegen scheint mir eine kurze Besprechung der sogen. Oelkörper der Lebermoose, die nach den Untersuchungen von Pfeffer (VI) stets im Zellsaft gebildet werden sollen, geboten. Dieselben sind namentlich dadurch von Interesse, dass sie nicht einfach aus ölartiger Substanz bestehen, sondern stets eine mit Wasser imbibirte Grundmasse enthalten, die nach aussen hin durch eine höchst wahrscheinlich aus Proteïnsubstanzen bestehende Haut abgegrenzt ist und das Oel in Form von je nach der Pflanzenspecies sehr verschieden grossen Tropfen eingelagert enthält. Welche Substanzen sonst noch in der Grundmasse der Oelkörper enthalten sind, ist zur Zeit noch nicht festgestellt, nur bei *Lunularia* und einigen anderen Arten gelang es Pfeffer (VI, 26) Gerbsäure in den Oelkörpern nachzuweisen.

Es sind die Oelkörper übrigens als ein Sekret aufzufassen, da eine Verminderung oder Auflösung in keinem Falle, selbst nicht nach 3 Monate langer Cultur unter Lichtabschluss, beobachtet werden konnte (Pfeffer VI, 42).

II. Gerbstoffkugeln finden sich namentlich in den Zellen der grünen Algen und sind besonders bei verschiedenen *Conjugaten*, wie *Mesocarpus* und *Mougeotia*, bei denen sie zuerst von Pringsheim (I, 354) in ihrer stofflichen Zusammensetzung richtig erkannt wurden, oft in grosser Menge anzutreffen. Nach Berthold (IV, 56) sind dieselben auch bei den *Phaeosporeen* sehr verbreitet; sie finden sich endlich nach den Untersuchungen von Pfeffer (V) auch in den Geweben der Kormophyten, so in bestimmten parenchymatischen Zellen der Wurzel und des Stengels von *Salix* und im primären Bewegungsgelenk von *Mimosa pudica.*

Zur mikrochemischen Nachweisung des Gerbstoffes in diesen durch ihre starke Lichtbrechung den Oeltropfen sehr ähnlichen kugeligen Gebilden kann man mit gutem Erfolge Kaliumbichromat benutzen, das mit den Gerbstoffen einen braunen voluminösen Niederschlag bildet; von GARDINER (cf. Bot. Centralbl. Bd. 20, pag. 284) wurde auch eine Lösung von molybdänsaurem Ammonium in conc. Chlorammoniumlösung zu gleichem Zwecke vorgeschlagen, die mit Gerbsäure einen gelben Niederschlag bilden soll. Die beste Methode dürfte jedoch die neuerdings von MOLL (Bot. Centralbl. Bd. 24, pag. 250) vorgeschlagene bilden, nach der die auf Gerbsäure zu prüfenden Pflanzentheile einige Tage lang (oder ohne Schaden auch längere Zeit) in eine Lösung von Kupferacetat gebracht werden, das in den gerbsäurehaltigen Zellen einen dunkelgefärbten Niederschlag erzeugt, der bei nachheriger Behandlung mit Eisenacetatlösung noch erkennen lässt, ob er durch einen eisenbläuenden oder eisengrünenden Gerbstoff bewirkt wurde. Sehr gute Resultate liefert endlich auch Methylenblau, wenn nach der von PFEFFER (V) eingeführten Methode die lebenden Pflanzentheile in eine ganz verdünnte Lösung dieses Farbstofis gebracht werden. Die Gerbstoffbläschen speichern dann den Farbstoff in grosser Menge auf und erscheinen innerhalb der lebenden Zelle intensiv blau gefärbt.

Ob nun die Gerbstoffkugeln ausser Gerbstoff noch andere Substanzen enthalten, ist noch nicht festgestellt. Ebenso lässt sich zur Zeit auch noch nicht mit genügender Sicherheit entscheiden, ob dieselben im Zellsaft oder innerhalb des Plasmakörpers gebildet werden. Für erstere Entstehungsweise spricht jedoch die von PFEFFER (V) mitgetheilte Beobachtung, dass bei den Wurzeln von *Azolla*, *Euphorbia peplus* und *Ricinus communis* sich im Zellsaft ganz ähnliche kugelförmige Ausscheidungen bildeten, die ebenfalls zum grössten Theil aus Gerbsäure bestanden, als dieselben in eine Lösung von kohlensaurem Ammon gebracht waren, oder durch Plasmolyse derselben eine stärkere Concentration des Zellsaftes bewirkt war.

Kapitel 15.

Die chemische Beschaffenheit der Zellmembran.

Obwohl über die chemischen Eigenschaften der Zellmembran eine sehr reiche Literatur vorliegt, ist es doch zur Zeit in den meisten Fällen noch nicht möglich zu entscheiden, durch welche Umstände das abweichende Verhalten der verschiedenen Zellmembranen bewirkt wird. Denn wenn wir auch wohl der am meisten verbreiteten Ansicht entsprechend als sichergestellt annehmen können, dass alle pflanzlichen Zellmembranen ursprünglich aus ein und derselben chemischen Verbindung, der Cellulose, bestehen, so sind doch natürlich noch sehr verschiedene Annahmen zur Erkläruug der späteren Verschiedenheiten möglich. Einerseits können chemische Umsetzungen, etwa Substitutionen gewisser Gruppen der Cellulosemolekel, innerhalb der Zellmembran eintreten, andererseits könnte auch eine einfache Polymerisation oder eine Aenderung im micellaren Aufbau der betreffenden Substanzen erfolgen; schliesslich ist auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass Incrustationen fremdartiger Substanzen, die nicht mit den Cellulosemolekeln atomistisch verknüpft sind, die Eigenschaften der Zellmembran verändern könnten.

In den meisten Fällen ist es nun aber zur Zeit völlig unmöglich zu entscheiden, welchem von den genannten Processen eine bestimmte Zellmembran ihre von denen der reinen Cellulose differirenden Eigenschaften verdankt. Makrochemische Untersuchungen in dieser Hinsicht werden eben dadurch, dass die verschiedenen Cellulosemodificationen nicht nur an benachbarten Zellen, sondern meist sogar in der Membran ein und derselben Zelle gleichzeitig nebeneinander vorkommen, ganz bedeutend erschwert, und die mikrochemischen Befunde sind natürlich nicht im Stande, die in manchen Fragen allein Ausschlag gebenden quantitativen Analysen zu ersetzen.

So sind denn auch die meisten der bisherigen Unterscheidungen und Benennungen der verschiedenen Membransubstanzen mehr als ein vorläufiger Nothbehelf anzusehen, der allerdings auch wohl in der allernächsten Zeit noch nicht durch ein auf exacterer Grundlage beruhendes System ersetzt werden dürfte. Man unterscheidet nun zur Zeit gewöhnlich als die am häufigsten auftretenden Membranarten: die aus reiner Cellulose bestehende, die verkorkte, die verholzte und die verschleimte Membran. Diese sollen zunächst eingehend besprochen werden. Im Anschluss an die verkorkten Membranen sollen dann aber zugleich die Ein- und Auflagerungen wachsartiger Substanzen auf die Zellmembran und im Anschluss an die Verschleimung der Membran die übrigen Schleimbildungen innerhalb der Pflanzenzelle ausführlich behandelt werden. Ausserdem soll dann noch in diesem Kapitel die chemische Beschaffenheit der Membran der Pilze, die Intercellularsubstanz und die Innenhaut der Zellmembran und schliesslich die Auskleidung der Intercellularen ihre Besprechung finden.

Bevor ich hierzu übergehe, will ich jedoch an dieser Stelle noch auf die neueren Untersuchungen von Wiesner (III) und Krasser (I) hinweisen, nach denen die lebende Zellwand stets Eiweissstoffe enthalten soll. Krasser hat zum Nachweis der Eiweissstoffe namentlich das Millon'sche Reagens benutzt, das an den verschiedenartigsten Membranen eine deutliche Rothfärbung hervorrufen soll; ferner verwandte er zu gleichem Zwecke ein von ihm neu entdecktes Eiweissreagens, das Alloxan. Da jedoch beide Reagentien auch mit einer ganzen Reihe von anderen Körpern gleiche Reactionen zeigen, scheint mir eine umfassendere Nachuntersuchung in dieser Hinsicht um so nothwendiger, als Krasser auch mit dem Millon'schen Reagenz keineswegs bei allen Membranen ein positives Resultat erhielt. Ausserdem hat der genannte Autor auch noch einige Membranen nach der Löw-Bokorny'schen Methode (cf. pag. 509) untersucht und kommt zu dem Ergebnisse, dass in den untersuchten Membranen lebendes Albumin enthalten sei.

1. Die Cellulosemembran.

Die Cellulose gehört bekanntlich zu den Kohlehydraten, deren procentische Zusammensetzung durch die Formel $C_6H_{10}O_5$ ausgedrückt wird und stimmt also in dieser Hinsicht mit der Stärke überein.

Als charakteristische Reactionen derselben sind namentlich zu nennen die Blaufärbung mit Jod und verdünnter Schwefelsäure, die violette Färbung mit der sogenannten Chlorzinkjodlösung und die Löslichkeit in concentrirter Schwefelsäure und Kupferoxydammoniak.

Durch die angeführten Reactionen sind nun die jugendlichen Zellmembranen aller höheren Pflanzen ausgezeichnet, während dieselben im ausgebildeten Stadium der betreffenden Zellen im Allgemeinen nur bei den dünnwandigen

Parenchymzellen, den Elementen des Siebröhrensystems und den meisten Bastzellen noch mit gleichem Erfolge ausgeführt werden können. Auch die meisten Membranen der Algen geben die Reactionen auf reine Cellulose, während bei den Pilzen gewöhnlich die noch zu besprechende Pilzcellulose angetroffen wird.

2. Die Verkorkung der Membran.

Als verkorkt bezeichnete man bis vor kurzem alle diejenigen Membranen, die im Gegensatz zur reinen Cellulose in concentrirter Schwefelsäure sowie in Kupferoxydammoniak unlöslich sind und mit verdünnter Schwefelsäure und Jod oder Chlorzinkjod eine gelbe bis braune Farbe annehmen. Nach den neueren Untersuchungen von F. v. Höhnel (III) haben wir jedoch namentlich das Verhalten der verkorkten Membranen gegen concentrirte Kalilauge, gegen das Schulze'sche Macerationsgemisch und gegen concentrirte Chromsäure als charakteristisch für dieselben anzusehen.

Von diesen bewirkt das erstgenannte Reagenz in der Kälte eine deutliche Gelbfärbung der verkorkten Membranen, die beim vorsichtigen Erwärmen in der genannten Flüssigkeit noch an Intensität zunimmt; die verkorkten Membranen nehmen dann gleichzeitig eine gestrichelte oder körnige Structur an, die bei weiterem Erwärmen immer deutlicher wird, beim Kochen in Kalilauge treten die gebildeten grösseren gelblichen Tropfen sogar häufig aus der Membran ganz heraus.

Dem Schulze'schen Macerationsgemisch (Salpetersäure und chlorsaures Kali) widerstehen die verkorkten Membranen von allen Cellulosemodificationen am längsten, bei länger andauerndem Kochen in der genannten Flüssigkeit fliessen sie jedoch schliesslich zu ölartigen Tropfen zusammen, deren Substanz als Cerinsäure bezeichnet wird und in heissem Alkohol, Aether, Chloroform, Benzol und verdünnter Kalilauge löslich, in Schwefelkohlenstoff aber unlöslich ist.

Concentrirte Chromsäure löst die verkorkten Membranen entweder gar nicht oder erst nach tagelanger Einwirkung, während, abgesehen von der Pilzcellulose, alle anderen Cellulosemodificationen von dieser Säure schon nach kurzer Zeit aufgelöst werden.

Die abweichenden Eigenschaften der verkorkten Membranen werden nun höchst wahrscheinlich dadurch bedingt, dass dieselben mit einer fettartigen Substanz incrustirt sind, die so innig mit den übrigen Membranbestandtheilen verbunden ist, dass sie durch die gewöhnlichen Lösungsmittel der Fette (heissen Alkohol, Chloroform etc.) der Membran entweder gar nicht oder nur sehr unvollkommen entzogen werden kann. von Höhnel bezeichnet diese incrustirende Substanz als Suberin und betrachtet die bei der Behandlung mit dem Schulze'schen Macerationsgemisch zusammenfliessenden Cerinsäuretropfen als ein Oxydationsprodukt des Suberins.

Ueber die chemische Constitution des Suberins fehlte es bislang an sicheren Anhaltspunkten; neuerdings wurde aber von Kügler (cf. Arthur Meyer VI) das Suberin von *Quercus suber* einer genaueren Untersuchung unterzogen. Danach besteht dasselbe aus den Glycerinestern der Stearinsäure und einer neu entdeckten Säure, der Phellonsäure ($C_{20}H_{42}O_3$), und zwar konnte Kügler aus dem zuvor mit Weingeist und Chloroform gereinigten Korke durch Verseifung mit weingeistiger Kalilauge 40 % des Säuregemisches und 2,5 % Glycerin gewinnen.

Bei dem gänzlichen Mangel weiterer diesbezüglicher Untersuchungen lässt sich natürlich zur Zeit kein Urtheil darüber fällen, ob auch die übrigen verkorkten Membranen mit der nämlichen Substanz incrustirt sind; so lange aber keine specifischen Verschiedenheiten in dieser Hinsicht nachgewiesen sind, scheint es geboten, alle die obigen Reactionen zeigenden Membranen als verkorkt zu bezeichnen. Sicher ist jedoch, dass in quantitativer Beziehung zwischen den verschiedenen Membranen grosse Verschiedenheiten vorkommen und dass man somit auch zwischen verschieden stark verkorkten Membranen unterscheiden kann. Fraglich muss es dagegen zur Zeit noch bleiben, ob es Membranen giebt, in denen der Cellulosegehalt vollständig durch Suberin verdrängt ist. In den meisten Fällen gelingt es wenigstens wie für die Zellen des Korkes speciell durch von HÖHNEL nachgewiesen wurde, nach Entfernung des Suberins durch Kalilauge an den betreffenden Membranen mit Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure die Cellulosereaction zu erhalten. Für die Cuticula fehlt es in dieser Hinsicht leider noch an genaueren Untersuchungen.

Was nun die Verbreitung der Verkorkung anlangt, so ist bei allen höheren Pflanzen, bis hinab zu den Moosen, die Membran der Epidermiszellen durch starke Verkorkung ausgezeichnet; doch ist bei diesen gewöhnlich nicht die ganze Membran verkorkt, sondern meist nur die äusserste Schicht, soweit sie an die freie Oberfläche der betreffenden Pflanzentheile ragt. Es entsteht so eine, abgesehen von den Spaltöffnungen, lückenlose Membran, die den ganzen Pflanzenkörper überzieht, schon an den Zellen des Stammvegetationspunktes nachweisbar ist und nur an den unter der Wurzelhaube gelegenen Epidermiszellen fehlt. Man bezeichnet diese verkorkte Membran allgemein als Cuticula.

Der übrige Theil der Epidermiszellwandungen besteht meist aus reiner Cellulose; sehr häufig findet man jedoch auch zwischen einer inneren Celluloseschicht und der Cuticula eine weniger als diese verkorkte Schicht, die dann als Cuticularschicht bezeichnet wird.

In manchen Fällen setzt sich die Verkorkung auch auf die Seitenwände, seltener auch auf die Innenwände der Epidermiszellen fort. Interessant verhalten sich in dieser Beziehung nach den Untersuchungen von VÖCHTING (II, 386) die Epidermiszellen von *Lepismium radicans* und einigen *Rhipsalis* spec., bei diesen ragen nicht nur von den Cuticularschichten aus unregelmässig gestaltete ebenfalls aus verkorkter Substanz bestehende Fortsätze in die Radialwände hinein, sondern es finden sich auch ganz isolirte knotenförmige Cuticularbildungen in diesen und namentlich in der mittleren Schicht der zwischen der Epidermis und den darunter liegenden Hypodermzellen befindlichen Membran.

Bei den Schliesszellen der Spaltöffnungen ist die Verkorkung gewöhnlich nicht nur auf die Aussenseite beschränkt, sondern setzt sich auch durch die Spalte verschieden weit in die innere Athemhöhle fort. Bei manchen Pflanzen sollen auch die an die Athemhöhle grenzenden Membranen der Mesophyllzellen und sogar auch die zwischen den Mesophyllzellen gelegenen Membranen zum Theil verkorkt sein (cf. DE BARY III, 78—86); doch bedürfen diese Beobachtungen noch der Nachuntersuchung mit Hilfe der oben genannten specifischen Korkreagentien.

Erwähnen will ich schliesslich noch, dass nach neueren Untersuchungen von BERTHOLD (II, 40) die Epidermiszellen vielfach einen weit complicirteren Bau besitzen sollen, insofern an die Cuticula nach aussen hin noch eine verholzte und eine aus reiner Cellulose bestehende Schicht grenzen soll. Ob aber eine derartige Structur häufig anzutreffen ist, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

Sehr eigenartige Cuticulargebilde finden sich ferner noch an den Epidermiszellen verschiedener Samenschalen. Dieselben wurden zuerst von HEGELMAIER (III) an der Aussenhaut der Samen von *Elisanthe noctiflora* beobachtet, der conische Gebilde aufsitzen, die ihren chemischen Reactionen nach aus verkorkter Membransubstanz bestehen müssen und in ihrem Innern aus weniger dichter Masse zusammengesetzt sind. Bei Behandlung zarter Querschnitte der betreffenden Samenschale mit Kalilauge zeigte sich aber, dass zwischen diesen Stäbchen noch eine aus reiner Cellulose bestehende Zwischensubstanz vorhanden war, die im reifen Samen zu einer dünnen Haut zusammengeschrumpft war; ebenso zeigte dann auch die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, dass die Cuticulargebilde, die im Folgenden nach der von Marloth herrührenden Terminologie als Differenzirungsstäbchen bezeichnet werden mögen, innerhalb der Aussenhaut durch chemische Differenzirung entstehen.

Durch Untersuchung anderer *Caryophyllaceen* fand Hegelmaier, dass bei sehr zahlreichen Arten dieser Familie ähnliche Verhältnisse zu beobachten sind; nur in der Form und Grösse der Differenzirungsstäbchen zeigten die verschiedenen Arten gewisse Verschiedenheiten; auch war die zwischen den Differenzirungsstäbchen gelegene Membransubstanz bei manchen Arten noch am reifen Samen vollkommen erhalten.

Von Lohde (II) wurde sodann gezeigt, dass ähnliche Differenzirungen auch bei einigen anderen Gattungen (*Portulaca grandiflora, Hemerocallis flava* u. a.) anzutreffen sind, bei denen die Differenzirungsstäbchen aber fast die ganze Aussenwand des Samens durchsetzen.

Marloth (I) hat endlich nachgewiesen, dass die Differenzirungsstäbchen in den Samenschalen eine ziemlich weitgehende Verbreitung besitzen, dass sie aber meist auf ganz bestimmte Lamellen der Aussenhaut beschränkt sind.

Ebenso wie die Epidermis sind nun ferner auch die Korkzellen, die bekanntlich an älteren Stamm- und Wurzeltheilen die Epidermis functionell ersetzen, durch stete Verkorkung ausgezeichnet, und zwar lassen sich an ihnen nach den Untersuchungen von Höhnel's im Allgemeinen drei verschiedene Schichten unterscheiden: Die Mittellamelle, die je zwei benachbarten Zellen gemeinsam ist, die Suberinlamelle und die Celluloselamelle. Von diesen ist jedoch nur die mittlere, die Suberinlamelle, an allen Korkzellen vorhanden und stets verkorkt. Die nach innen direkt an das Lumen der Zelle grenzende Celluloselamelle, die übrigens bei einigen Pflanzen (z. B. *Larix europaea*) ganz fehlt, ist stets suberinfrei, häufig aber verholzt; ebenso ist auch die Mittellamelle meist stark verholzt.

Einen gleichen Bau wie die Korkzellen besitzen ferner nach den Untersuchungen von Höhnel's die Zellen der verschiedenen in Schwefelsäure unlöslichen Scheiden, die er unter der Bezeichnung Endodermis zusammenfasst; es ist bei ihnen stets eine unverkorkte Mittellamelle vorhanden, der erst die verkorkte Suberinlamelle nach innen zu aufgelagert ist. Denselben Bau der Membran konnte endlich Zacharias (VI, 616) auch bei den ätherische Oele führenden einzelligen Sekretbehältern und ausserdem bei *Aloë, Mesembryanthemum* und *Hohenbergia* auch bei den Schleim- und Raphidenschläuchen nachweisen.

Nach Untersuchungen von K. Richter (II, 507) soll endlich auch bei einem Pilze (*Daedalea*) eine Verkorkung der Membranen stattfinden.

3. Die Einlagerung und Auflagerung wachsartiger Substanzen.

I. Im Anschluss an die Verkorkung mag zunächst die Einlagerung sogenannter wachsartiger Substanzen in die Zellmenbran besprochen werden. Dieselbe ist von der Suberinincrustation dadurch wesentlich unterschieden, dass die wachsartigen Substanzen schon beim Erwärmen der betreffenden Schnitte in Wasser bis nahe an den Siedepunkt desselben zusammenfliessen und in Tropfenform aus der Membran austreten. Diese Tropfen sind in siedendem Alkohol vollkommen löslich und stimmen überhaupt in chemischer Hinsicht mit den sogleich näher zu besprechenden Wachsüberzügen vollkommen überein.

Das Wachs ist übrigens in den betreffenden Membranen stets so fein vertheilt, dass es innerhalb der intacten Membran ebenso wenig wie das Suberin und die anorganischen Incrustationen direkt beobachtet werden kann. Ausser durch Erwärmen lässt es sich aber auch direkt durch kochenden Alkohol aus der Membran ausziehen, und zwar tritt dann an den stark incrustirten Membranen stets eine bedeutende Volumverminderung ein, die auch durch nachheriges Eintragen in Wasser nicht wieder ausgeglichen werden kann.

Wie nun zuerst von de Bary (IV) nachgewiesen wurde, sind Wachseinlagerungen in die Cuticula und die Cuticularschicht der Epidermiszellen ziemlich häufig, sie finden sich z. B. bei *Aloë verrucosa, Cycas revoluta, Hoya carnosa* u. a. Bei den Korkzellen scheinen dahingegen Wachsincrustationen bedeutend seltener vorzukommen; von Höhnel (III, 577), der zahlreiche Korkarten in dieser Hinsicht untersuchte, beobachtete dieselben nur beim Kork verschiedener *Salix* spec.; in den Membranen anderer Gewebe sind Wachsincrustationen bisher noch nicht aufgefunden.

II. Wachsüberzüge finden sich an zahlreichen oberirdischen Pflanzentheilen und verleihen denselben, wenn sie in einiger Mächtigkeit ausgebildet sind, einen eigenartigen hell-blaugrünen Schimmer.

Was nun zunächst die stoffliche Zusammensetzung dieser Ueberzüge anlangt, so wurde von Wiesner (II) nachgewiesen, dass in denselben stets echte Fette, Glycerinester, enthalten sind; auch freie Fettsäuren und eine Anzahl anderer Substanzen sollen in ihnen vorkommen, doch fehlt es zur Zeit noch an genaueren Untersuchungen in dieser Hinsicht. Mikrochemisch sind die Wachsüberzüge der Epidermiszellen nach den Untersuchungen von de Bary (IV, 132) dadurch charakterisirt, dass sie in Wasser stets unlöslich sind, in siedendem Wasser aber zusammenschmelzen, da ihr Schmelzpunk stets unter 100° liegt. Sie sind ferner unlöslich oder nur sehr schwer löslich in kaltem Alkohol, werden aber von siedendem Alkohol stets vollständig aufgelöst. In Aether sind sie zum Theil leicht löslich, zum Theil schwer löslich oder unlöslich.

In morphologischer Hinsicht lassen sich nun 3 verschiedene Arten von Wachsüberzügen unterscheiden: Bei der ersten Art bildet das Wachs eine vollständig zusammenhängende Kruste über der Epidermis, bei der zweiten tritt dasselbe in Form von rundlichen Körnchen, bei der dritten in Gestalt von Stäbchen auf.

1. Zusammenhängende Wachskrusten, die nur über den Schliesszellen unterbrochen sind, finden sich z. B. an den Blättern und grünen Stengeltheilen verschiedener *Sempervivum* und *Euphorbia* spec.; meist erreichen dieselben nur eine geringe Mächtigkeit und erscheinen vollkommen homogen. Bei manchen Pflanzen, wie z. B. *Panicum turgidum*, zeigen sie jedoch bereits eine mehr oder weniger deutliche Streifung senkrecht zur Oberfläche. Sehr complicirt gebaut sind aber die bis 0,66 Millim. dicken Wachskrusten (Fig. 25, A), die sich an den Stämmen von *Klopstockia cerifera* finden und ebenfalls nur über den Spaltöffnungen von einem schmalen Canale (S—S' Fig. 25, A) durchsetzt werden. An diesen Wachskrusten treten nach den Untersuchungen von de Bary (IV, 169) zunächst völlig durchsichtige Flächen hervor, die senkrecht zur Oberfläche verlaufen und die Wachskrusten in Prismen zerlegen, die mit den darunter liegenden Epidermiszellen gleichen Querschnitt besitzen. Ausserdem wurde aber von de

Bary an den zwischen diesen Grenzschichten gelegenen Prismen in drei Richtungen Streifung beobachtet: nämlich einerseits parallel und senkrecht zur Oberfläche und andererseits auch noch in einer zur Oberfläche schrägen Richtung. Die letztgenannte Streifung tritt jedoch nur an der äusseren Partie der Prismen deutlich hervor (cf. Fig. 25, A u. C).

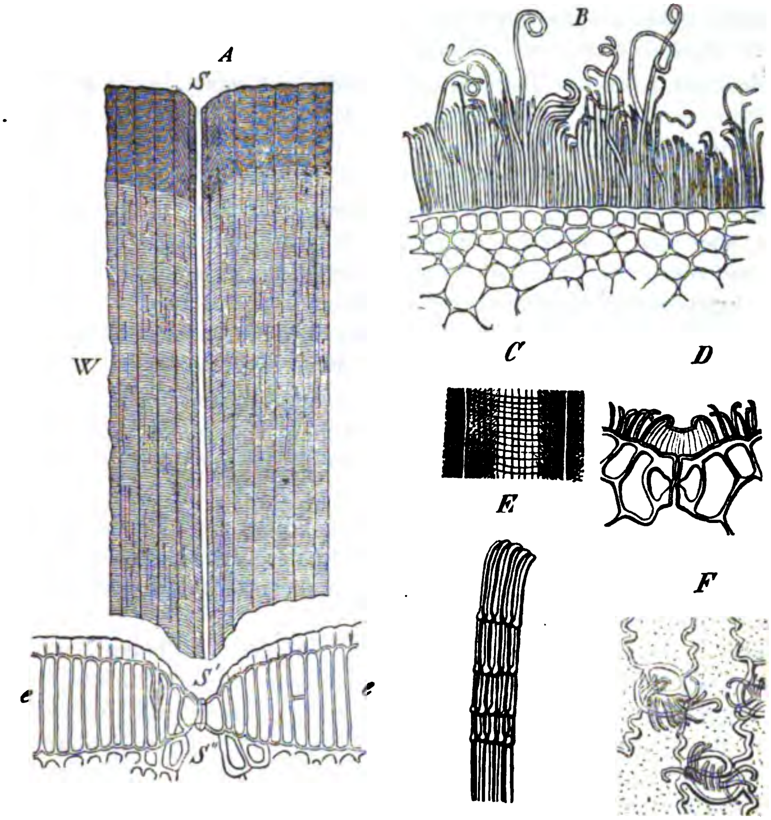


Fig. 25. (B. 561.)

A *Klopstockia cerifera,* Stamminternodium, Querschnitt. e—e Epidermis, S'S'' Spaltöffnung, W Wachsüberzug mit Canal (SS') über der Spaltöffnung (116). B *Saccharum officinarum,* Knoten, Querschnitt (142). C Fragment eines Durchschnittes durch die Wachskruste von *Klopstockia cerifera* (600). D Epidermis der Blattunterseite von *Strelitzia ovata* (375). E Fragment eines Stäbchenbündels von der Frucht von *Benincasa cerifera* (975). F Epidermis eines Stengelknotens von *Sorghum bicolor* (375). Nach de Bary.

Bewirkt werden diese feineren Structurverhältnisse höchst wahrscheinlich dadurch, dass in der Wachskruste zum mindesten zwei verschiedene Substanzen enthalten sind; wenigstens beobachtete de Bary, dass ein Theil der Kruste schon in kaltem Alkohol löslich ist, und dass die feinere Structur an den mit kaltem Alkohol behandelten Schnitten am deutlichsten hervortritt.

Von Interesse ist es auch, dass der im Allgemeinen ähnliche Wachsüberzug von *Chamaedorea Schiedeana* nach de Barv (IV, 173) gleichmässig mit Kieselsäure incrustirt sein soll, während bei *Kerria japonica* nur die innerste Schicht des Wachsüberzuges Kieselsäure-haltig sein soll.

2. Wachsüberzüge in Form von Körnchen sind wohl am meisten in der Pflanzenwelt verbreitet und zwar liegen diese Körnchen meist in einfacher Schicht über der Cuticula, nur bei wenigen Pflanzen, wie z. B. *Ricinus communis,* und

Abies pectinata sind sie in mehreren Schichten übereinander gehäuft. Die in einfacher Schicht liegenden Körnchen sind an ausgewachsenen Pflanzentheilen häufig derartig genähert, dass sie eine zusammenhängende Kruste bilden, wie z. B. bei *Tulipa silvestris*, dem Weisskohl u. a.; meist sind sie jedoch durch deutliche Zwischenräume von einander getrennt, die gewöhnlich ihrem eigenen Durchmesser ungefähr gleich sind, bei manchen Pflanzentheilen aber auch bedeutend grösser sein können (Blattoberseite von *Tropaeolum majus).*

Die einzelnen Körnchen besitzen stets rundliche Gestalt, häufig sind sie auch in der Richtung senkrecht zur Oberfläche der Epidermiszellen etwas in die Länge gestreckt. Die Grösse der einzelnen Körner beträgt nach de Bary selten über 1 μ, bei den mehrschichtigen Ueberzügen stets bedeutend weniger.

Von Interesse ist es noch, dass im Gegensatz zu den übrigen Wachsüberzügen, die über den Spaltöffnungen gerade unterbrochen sind, bei zahlreichen *Coniferen,* wie zuerst von Wilhelm (I) gezeigt wurde, die gesammte äussere Athemhöhle der eingesenkten Spaltöffnungen mit einem Haufwerk von Wachskörnchen ausgefüllt ist. Diese Körnchen lassen aber zwischen sich stets noch feine Canäle frei, die eine Luftcirculation durch die Spaltöffnungen ermöglichen.

3. Ein Stäbchenüberzug findet sich in mächtigster Ausbildung an den dicht unter den Knoten gelegenen Stengeltheilen von *Saccharum*, die schon dem unbewaffneten Auge durch ihre blaugrüne Farbe auffallen. Die einzelnen Stäbchen (cf. Fig. 25, B.) erreichen hier nach de Bary eine Länge von 150 μ bei einer Dicke von 2—4 μ; sie stehen alle senkrecht zur Oberfläche und sind an dem von der Epidermis abgekehrten Ende in der verschiedenartigsten Weise gekrümmt und gedreht. Sie bedecken die sämmtlichen Epidermiszellen mit Ausnahme der Spaltöffnungen und Haare.

Aehnliche Ueberzüge, wenn auch meist in geringerer Ausbildung, sind noch an verschiedenen Pflanzen beobachtet. Bei manchen sind die Stäbchenüberzüge jedoch nur auf ganz bestimmte Zellen der Oberhaut beschränkt; so treten dieselben z. B. bei *Sorghum bicolor* nur auf den zwischen den langen Epidermiszellen gelegenen kurzen Zellen auf (cf. Fig. 25, F.)

Bei *Strelitzia ovata* befindet sich um die Spaltöffnungen herum ein geschlossener Ring, der sich genau über den zwischen den Nebenzellen der Spaltöffnungen und den benachbarten Epidermiszellen befindlichen Wänden erhebt (cf. Fig. 25, D).

Von Interesse ist endlich noch das von de Bary eingehend beschriebene Verhalten der Wachsüberzüge auf der Frucht von *Benincasa cerifera.* Bei dieser sind zunächst die Epidermiszellen mit Ausnahme der Spaltöffnungsschliesszellen mit einer feinen netzartig durchbrochenen Wachshaut überzogen, die jedoch später allein über den Seitenwänden der Epidermiszellen erhalten bleibt, während auf den übrigen Partien der Cuticula sich Bündel zusammenhängender Wachsstäbchen erheben, die noch dadurch ausgezeichnet sind, dass sie knotenartige Verdickungen besitzen, die bei den Stäbchen ein und desselben Bündels alle ungefähr in gleicher Höhe liegen. Fig. 25, E, stellt ein solches Bündel von Wachsstäbchen dar.

Nach den Untersuchungen von Wiesner (I u. II) sind alle soeben beschriebenen Gebilde mit Ausnahme der homogenen Wachskrusten optisch anisotrop. Der genannte Autor hat denn auch die Ansicht vertreten, dass dieselben eine krystallinische Struktur besässen. Doch können die aus den Lösungen der Wachsüberzüge abgeschiedenen Krystalle in dieser Hinsicht wohl nicht als Beweis herangezogen werden, auch haben sich in keinem Falle an den Elementen der Wachsüberzüge irgendwie auf Krystalle hindeutende Flächen beobachten lassen. Eine genauere

Untersuchung über die Orientierung der optischen Achsen in den verschiedenen Wachsüberzügen fehlt zur Zeit noch.

Die Entwicklung der Wachsüberzüge wurde ebenfalls von DE BARY (V, 576) näher untersucht. Er fand zunächst, dass die Körner- und Stäbchenüberzüge sich stets auf der unveränderten Cuticula bilden, dass eine direkte Verwandlung von Cuticularsubstanz in die betreffenden Wachsüberzüge dagegen in keinem Falle stattfindet. Ferner konstatirte der genannte Autor, dass sich auch zur Zeit der Bildung der Wachsüberzüge weder im Plasmakörper, noch im Zellsaft der betreffenden Epidermiszellen irgend welche Spuren von Wachs nachweisen lassen. Dagegen konnte DE BARY feststellen, dass der Membran der betreffenden Zellen während der Entwicklung der Wachsüberzüge stets auch Wachs eingelagert ist, das beim Erwärmen der betreffenden Schnitte ebenso, wie die oben bereits erwähnten Wachsincrustationen, aus der Cuticula und den Cuticularschichten in Tropfenform hervortritt. Bei *Heliconia farinosa* wurde diese Tropfenausscheidung auch an den Membranen solcher Epidermiszellen beobachtet, an denen die Bildung der Wachsüberzüge noch nicht begonnen hatte.

Schliesslich mögen an dieser Stelle auch die stäbchen- oder nadelförmigen Gebilde Erwähnung finden, welche die Köpfchenzellen der an der Blattunterseite der sogen. Gold- und Silberfarne befindlichen Haare bedecken und diesen ihr eigenartiges Aussehen verleihen. Der Substanz nach sind diese Stäbchen von den soeben besprochenen Wachsüberzügen dadurch unterschieden, dass sie zum grössten Theil schon in kaltem Alkohol löslich sind; man schreibt ihnen deshalb auch gewöhnlich, obgleich zuverlässige Untersuchungen fehlen, eine harzartige Zusammensetzung zu. Aehnliche Gebilde finden sich auch an verschiedenen *Primula* spec. (cf. DE BARY III, 105, und WIESNER II, 235, Anm.)

4. Die Verholzung der Membran.

Zur Nachweisung der Verholzung haben wir zur Zeit eine grosse Anzahl zum Theil sehr auffallender Farbenreactionen (cf. SINGER I). So bewirkt zunächst salzsaures, sowie schwefelsaures Anilin eine intensive Gelbfärbung der verholzten Membranen; Phloroglucin und Salzsäure färben dieselben roth bis violett, Pyrrol und Salzsäure und ebenso Indol und Schwefelsäure kirschroth, Resorcin und Schwefelsäure bei Gegenwart geringer Säuremengen violett, wenn reichlich Säure vorhanden tiefroth, Phenol und Salzsäure grün bis blau. Die letztgenannte Reaction gelingt jedoch nur im direkten Sonnenlicht oder wenn nach der von SINGER (I) vorgeschlagenen Methode das zu prüfende Präparat zunächst mit Phenol und chlorsaurem Kali und dann mit Salzsäure befeuchtet wird, bevor die Lösung von Phenol in concentrirter Salzsäure zugesetzt wird. Eine gleiche Färbung wie Phenol sollen endlich nach neueren Untersuchungen von MOLISCH (III) auch Thymol und Salzsäure, ebenfalls am besten mit chlorsaurem Kali kombinirt, hervorrufen, und zwar soll diese Reaction noch durch grössere Empfindlichkeit den Vorzug verdienen.

Ausserdem sind die verholzten Membranen dadurch ausgezeichnet, dass sie mit Jod und Schwefelsäure, sowie Chlorzinkjod sich nicht mehr bläuen, sondern wie die Korkzellen nur gelb oder braun färben und endlich in Kupferoxydammoniak, häufig auch in Schwefelsäure unlöslich sind.

Schliesslich hat man auch aus dem Verhalten gegen verschiedene Farbstoffe Schlüsse auf die Verholzung gezogen; ich will in dieser Beziehung nur erwähnen, dass nach eigenen Beobachtungen in einem Gemisch von Haematoxylin und

Bismarckbraun im allgemeinen jedenfalls die verholzten Membranen sich braun, die unverholzten aber violett färben.

Es frägt sich nun zunächst, ob alle die genannten Reactionen bei ein und derselben Membran stets in gleichem Sinne ausfallen und ob sie also eine ganz unzweideutige Unterscheidung zwischen verholzten und unverholzten Membranen zulassen; nach den in dieser Hinsicht vorliegenden Untersuchungen lässt sich ein sicheres Urtheil über diese Frage noch nicht fällen. Noch weniger ist es aber zur Zeit möglich, darüber genaue Auskunft zu geben, welche Processe der Verholzung zu Grunde liegen. Von Wichtigkeit ist jedoch in dieser Beziehung, dass nach einer Behandlung mit Kalilauge oder Salpetersäure die verholzten Membranen — meist viel eher als die verkorkten — mit Jod und Schwefelsäure oder mit Chlorzinkjod stets die gewöhnlichen Cellulosereactionen geben.

Man hat deshalb auch vielfach angenommen, dass die Verholzung lediglich auf der Inkrustirung der Cellulosemembran mit einer in den genannten Reagentien löslichen Substanz, dem Lignin, beruhte. Dies Lignin müsste ferner nach Analysen von verschiedenen Holzarten der Masse nach ungefähr die Hälfte der ganzen Membran ausmachen und nicht unbeträchtlich kohlenstoffreicher als die reine Cellulose sein (cf. Beilstein I, 863). In welcher Weise nun aber die verschiedenartigen Reactionen der verholzten Membranen von dem seiner chemischen Constitution nach gänzlich unerforschten Lignin abhängen sollten, blieb vollkommen unerklärt.

Dahingegen ist es nun neuerdings gelungen, das Vorkommen von zwei in chemischer Hinsicht sehr wohl bekannten Verbindungen in den verholzten Zellmembranen zum mindesten sehr wahrscheinlich zu machen: es sind dies das Coniferin und das Vanillin, von denen das erstere ein Glucosid, das letztere aber ein Spaltungsprodukt des Coniferins darstellt und als primärer Methyläther des Protocatechusäurealdehydes aufzufassen ist (cf. Husemann I, 338).

Die Gegenwart des Coniferins in den verholzten Membranen schloss von Höhnel (IV) namentlich daraus, dass das Coniferin mit Phenol und Salzsäure ganz dieselbe Reaction giebt, wie wir sie oben für die verholzte Zellmembran angegeben haben; auch gegen Thymol und Salzsäure verhält sich nach Molisch (III) das Coniferin im Wesentlichen gleich.

Da nun das Coniferin in Wasser löslich ist, war es ferner wahrscheinlich, dass sich dasselbe durch siedendes Wasser würde der Membran entziehen lassen, in der That gelingt auch die Phenol-Salzsäure-Reaction nicht mehr, wenn die betreffenden Membranen längere Zeit hindurch [nach Singer (I) etwa 18 Stunden] mit siedendem Wasser ausgezogen sind, während dann der wässrige Extract mit Phenol-Salzsäure die Coniferin-Reaction giebt. Wenn nun auch bislang das Coniferin aus dem betreffenden Extrakte noch nicht hat isolirt und rein dargestellt werden können, so dürfte somit das Vorkommen desselben in den mit Phenol- oder Thymol-Salzsäure in der angegebenen Weise reagirenden Membranen zum mindesten sehr wahrscheinlich sein; da nun aber nach den Untersuchungen von Höhnel und Molisch's diese Reactionen ganz allgemein bei den verholzten Membranen gelingen, so dürfte somit das Coniferin in der That als constanter Bestandtheil der verholzten Membranen anzusehen sein.

In entsprechender Weise hat nun ferner Singer (I) auch das Vorhandensein des Vanillins in den verholzten Membranen nachzuweisen gesucht. Er zeigte einerseits, dass eine Lösung von chemisch reinem Vanillin mit Phloroglucin und Salzsäure, Anilin, Indol und Pyrrol ganz dieselben Reactionen giebt wie die verholzten Membranen; nur Phloroglucin und Schwefelsäure, sowie Resorcin und Schwefelsäure geben etwas abweichende Farbentöne, die jedoch recht wohl durch irgend welche fremdartigen Beimengungen veranlasst werden können. Ausserdem fand SINGER, dass ein durch siedendes Wasser aus den verholzten Membranen gewonnener Extrakt ebenfalls die Vanillinreactionen giebt und, nachdem er in genügender Weise eingedampft ist, deutlichen Vanillegeruch entwickelt; allerdings gaben die verholzten Membranen selbst nach 1½ Monate langem Kochen in Wasser mit den oben genannten Reagentien immer noch dieselben Reactionen, auch ist eine Reindarstellung des Vanillins direkt aus dem Holze bisher ebensowenig wie die des Coniferins gelungen.

Immerhin dürfte es nach dem Obigen wahrscheinlich erscheinen, dass die beschriebenen Farbenreactionen in der That durch Coniferin und Vanillin hervorgebracht werden, es muss jedoch erst noch durch weitere Untersuchungen festgestellt werden, in wie weit diese Substanzen die Löslichkeitsverhältnisse und das Verhalten der betreffenden Membranen gegen Jodpräparate beeinflussen und in welchem Verhältnisse sie zu dem hypothetischen Lignin stehen.

Es ist ja zunächst denkbar, dass die beiden genannten Substanzen Zersetzungs produkte des Lignins darstellen, die erst durch die Reagentienwirkung in den betreffenden Membranen entstehen; allerdings ist dies, da die betreffenden Substanzen schon durch siedendes Wasser den verholzten Membranen entzogen werden können sollen, wohl sehr unwahrscheinlich; letzterer Umstand dürfte auch gegen eine direkte chemische Verbindung zwischen der Cellulose und dem Coniferin und Vanillin sprechen.

Viel grössere Wahrscheinlichkeit dürfte dagegen die Annahme für sich haben, dass das sogen. Lignin überhaupt keine bestimmte chemische Verbindung darstellt, sondern dass ein Gemisch verschiedenartiger Substanzen, unter denen sich auch Coniferin und Vanillin befinden, durch ihr gleichzeitiges Eindringen in die Zellmembran den sogen. Verholzungsprocess derselben bewirken.

Für eine solche Annahme spricht auch der Umstand, dass nach SINGER (I) noch zwei weitere Substanzen constant in den verholzten Geweben vorkommen sollen, von denen die eine allerdings nur dadurch charakterisirt ist, dass sie sich mit Salzsäure gelb färbt und in Wasser löslich ist, die andere aber gummiartige Beschaffenheit besitzen soll.

Schliesslich bleibt nun aber nach den vorliegenden Untersuchungen die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass das Coniferin und Vanillin bei dem Verholzungsprocesse eine mehr accessorische Rolle spielen, vielleicht als Nebenprodukte bei demselben auftreten, während die mit der Verholzung verbundenen Aenderungen der Löslichkeitsverhältnisse und physikalischen Eigenschaften der Zellmembranen durch ganz andere Processe hervorgebracht werden.

Da wir somit über das Wesen des Verholzungsprocesses noch so sehr im Unklaren sind, dürfte es auch nur ein geringes Interesse bieten, die Resultate der über die Verbreitung der Verholzung in den verschiedenen Gewebesystemen vorliegenden Untersuchungen zusammenzustellen. Ich will mich desshalb auch auf die Bemerkung beschränken, dass namentlich mit Hilfe von Anilinsulfat, Phloroglucin und Indol diesbezügliche Untersuchungen unternommen wurden, aus denen hervorgeht, dass mit Ausnahme des Siebröhrensystems gelegentlich in allen Gewebssystemen verholzte Zellmembranen vorkommen können, wenn auch im Allgemeinen nur die Elemente des Holzkörpers durch starke Verholzung ausgezeichnet sind. Bezüglich weiterer Details verweise ich auf BURGERSTEIN (I) und NIGGL (I). Von diesen Autoren wurde auch an den Membranen einiger Pilze und

Flechten Verholzung nachgewiesen, eine Angabe, die jedoch Richter (II) nach der Phloroglucin-Salzsäure-Reaction nicht bestätigen konnte (cf. dagegen Harz I).

5. Die Verschleimung der Membran und die übrigen Schleimbildungen der Pflanzenzelle.

Als Verschleimung der Zellmembran bezeichnet man gewöhnlich denjenigen Process, durch den dieselbe in einen stark quellungsfähigen Zustand übergeführt wird, der schliesslich sogar bis zur vollständigen Löslichkeit der Zellmembran gesteigert werden kann. Wie wir jedoch im zweiten Theile noch näher sehen werden, zeigen auch die echten Cellulosemembranen bezüglich ihrer Quellungsfähigkeit grosse Schwankungen und es sind namentlich an den sogen. hygroskopischen Pflanzentheilen häufig Membranen anzutreffen, die einen hohen Grad von Quellungsfähigkeit besitzen, ohne sich im Uebrigen von echten Cellulosemembranen zu unterscheiden. Ebenso sind nun ferner auch die als Pflanzenschleime oder Gummiarten bezeichneten Substanzen durch sehr verschieden starke Quellungsfähigkeit ausgezeichnet und es besteht ein ganz allmählicher Uebergang von den stark quellungsfähigen Membranen zu den schon in kaltem Wasser löslichen Gummiarten, zu denen z. B. das *Gummi arabicum* gehört. Es ist somit auch eine Classificirung der stark quellungsfähigen Umwandlungsprodukte der Cellulose und der verwandten Körper nach dem physikalischen Verhalten derselben nicht ausführbar.

Ebenso ist es aber auch bei unseren mangelhaften Kenntnissen über die chemische Constitution der Kohlehydrate zur Zeit nicht möglich, eine Eintheilung derselben nach ihren chemischen Eigenschaften streng durchzuführen. Selbst die vielfach übliche Unterscheidung von Pflanzenschleimen und Gummiarten wird von den verschiedenen Autoren noch in verschiedener Weise begründet und es scheint mir somit am zweckmässigsten, alle die verschiedenen Cellulosemodificationen und verwandten Körper, die mit der Cellulose ihrer procentischen Zusammensetzung nach übereinstimmen, sich aber durch starke Quellungsfähigkeit oder Löslichkeit in Wasser von dieser unterscheiden unter der gemeinsamen Bezeichnung der Pflanzenschleime oder Pflanzengallerte zusammenzufassen.

Allerdings kann schonjetzt als sichergestellt gelten, dass mit der Verschleimung in vielen Fällen tiefgreifende chemische Umlagerungen verbunden sind. Dies geht schon daraus hervor, dass ein Theil der Pflanzenschleime bei der Oxydation mit Salpetersäure neben Oxalsäure Schleimsäure entwickelt, die bei der gleichen Behandlung der Cellulose niemals entsteht. Auch zeigen dieselben gegen Jodlösungen ein sehr verschiedenartiges Verhalten, es werden nämlich die einen schon durch Jod allein gebläut, andere dagegen nur durch Jod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod, wieder andere werden endlich durch Jodpräparate unter keinem Umstande gefärbt. Auch gegen Kupferoxydammoniak verhalten sich die verschiedenen Schleimarten verschieden.

Bemerkenswerth ist es jedoch, dass alle bisher näher untersuchten Schleimarten ihrer procentischen Zusammensetzung nach mit der Cellulose vollkommen übereinstimmend gefunden wurden, und es ist somit auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die mit der Verschleimung verbundene Aenderung der physikalischen Eigenschaften in manchen Fällen nur durch eine Lockerung von Molecularverbindungen oder durch einen Zerfall der Micellen hervorgebracht wird.

Erwähnen will ich schliesslich noch, dass viele Schleimarten mit dem von Szyszylowicz zuerst verwandten Corallin (Rosolsäure) eine sehr intensiv rothe

Färbung annehmen; auch durch das HANSTEIN'sche Anilingemisch werden dieselben zum Theil sehr charakteristisch gefärbt (cf. W. BEHRENS I, 311); ausserdem kann namentlich noch ihre Unlöslichkeit in Alkohol bei starker Quellung in Wasser zur Nachweisung der Pflanzenschleime dienen.

Was nun die Entstehung der Pflanzenschleime anlangt, so muss zunächst hervorgehoben werden, dass sie keineswegs alle durch Umwandlung echter Cellulose entstehen, vielmehr scheint dies der bedeutend seltenere Fall zu sein und der Pflanzenschleim meist schon bei seiner Bildung den gallertartigen Zustand zu besitzen; auch wird der Pflanzenschleim sicher in einigen Fällen ohne Berührung mit der Zellmembran im Inneren des Plasmakörpers gebildet. In vielen Fällen ist allerdings die Entwicklung der Schleime noch nicht mit der genügenden Sorgfalt erforscht, und ich ziehe es deshalb auch vor, die nun folgende Beschreibung der wichtigsten Fälle der Schleimbildung nach den Organen, in denen dieselbe stattfindet, zu gruppiren und werde bei dieser Gelegenheit auch nachträglich noch die im Innern der Pflanzenzellen auftretenden Schleimbildungen mit besprechen.

Bei den Phanerogamen findet nun zunächst bei einer ganzen Anzahl von Pflanzen eine Schleimbildung in der Oberhaut der Samen und Schliessfrüchte statt. Wie neuerdings von KLEBS (III, 581) hervorgehoben wurde, dienen diese Schleimschichten einerseits zur Befestigung des Samens im Boden, andererseits spielen sie auch vermöge ihrer wasseranziehenden Kraft bei der Wasserversorgung der ganzen Keimpflanze eine wichtige Rolle.

Es tritt nun in diesen Fällen keineswegs eine Verschleimung der gesammten Wandung der betreffenden Epidermiszellen ein, vielmehr lassen sich auch an der Epidermis des reifen Samens die Cuticula und die Radialwände der primären Cellulosemembran meist noch ohne erhebliche Schwierigkeit nachweisen. Die Schleimschichten bilden denn auch in allen näher untersuchten Fällen eine secundäre Membranverdickung, die erst, nachdem die betreffenden Epidermiszellen vollkommen oder wenigstens nahezu ihre definitive Grösse erreicht haben, ausgebildet wird.

Die Dicke der Schleimschicht ist an den verschiedenen Wänden meist eine verschiedene. So werden z. B. bei *Plantago Psyllium* nur die Aussenwände verdickt, und es schreitet diese Verdickung allmählich so weit fort, dass schliesslich nur noch ein ganz enges spaltenförmiges Lumen in den betreffenden Zellen übrig bleibt.

Complicirter verhalten sich die Samenschalen verschiedener *Cruciferen*, bei denen zuerst die Aussenwand und die Radialwand mit einer schleimigen Masse verdickt werden, später aber der auf diese Weise frei gebliebene conische Raum der Zelle ebenfalls mit Cellulose ausgefüllt wird, die aber im Gegensatz zu der erstgebildeten Verdickung nicht durch besondere Quellungsfähigkeit ausgezeichnet ist.

Bei manchen Pflanzen findet auch ein periodischer Wechsel der Quellungsfähigkeit in den betreffenden Zellen statt, so finden sich z. B. in den Epidermiszellen des Samens von *Pyrus Cydonia* kappenförmige Schichten, die abwechselnd in Wasser löslich und unlöslich sind; auch der unlösliche Theil des Schleimes quillt jedoch in Wasser stark auf und stimmt insofern mit dem löslichen Schleim überein, dass er schon durch Jod allein weinroth und blau gefärbt wird (FRANK I, 167).

Bei manchen Pflanzen (z. B. *Salvia silvestris)* befindet sich auf der Innenseite der Schleimschicht ein Schraubenband von geringerer Quellungsfähigkeit, das beim Hervortreten des Schleimes in steile Windungen ausgezogen wird.

Bezüglich weiterer Einzelheiten, die übrigens namentlich in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht zum Theil noch unvollständig untersucht sind, verweise ich auf die Arbeiten von HOFMEISTER (II), NAEGELI (VII), FRANK (I), ULOTH (I), SCHENK (I), ABRAHAM (I), VESQUE (II, 184), FICKEL (I) und KLEBS (III, 581).

Erwähnen will ich nur noch, dass nach den vorliegenden Untersuchungen der Schleim jedenfalls in den meisten Fällen nicht erst aus Cellulose hervorgeht, sondern sogleich in dem stark quellungsfähigen Zustande gebildet wird. Doch sind auch verschiedenartige Aenderungen in der Consistenz der Schleime beobachtet worden. So giebt z. B. ABRAHAM (I, 608) an, dass die secundäre Verdickung der Epidermiszellen des Samens von *Erysimum cheiranthoides* zur Zeit der Bildung stark quellungsfähig sein soll, während sie mit der vollständigen Reife diese Fähigkeit verlieren und sich ganz wie gewöhnliche Cellulose verhalten soll; nach FRANK (I, 171) soll ferner in den Oberflächenzellen der Früchte von *Salvia silvestris* die innerste Schicht, die die bereits erwähnten spiraligen Streifen liefert, bei ihrer Entstehung ebenfalls stark quellungsfähig sein und erst allmählich an Quellungsfähigkeit verlieren.

Nicht selten findet nun ferner auch eine Schleimbildung in den inneren Partien des Samens statt. Dies ist zunächst der Fall bei den Zellen der Cotyledonen von *Tropaeolum majus* und verschiedenen *Papilionaceen* und den Endospermzellen vieler, vielleicht aller *Primulaceen* (cf. NAEGELI V, 210, und FRANK I, 175).

Diese bestehen aus einer primären Membran, die die Reactionen der reinen Cellulose giebt, und aus einer in Wasser stark quellungsfähigen Schicht, die sich schon mit Jod allein blau färbt; aus letzterer lässt sich ferner mit kochendem Wasser eine gummiartige Substanz ausziehen, es bleibt dann aber immer noch eine geschlossene Membran zurück, die zwar bedeutend an Dichtigkeit verloren hat, mit Jod aber noch in gleicher Weise reagirt; es geht hieraus hervor, dass diese Reaction nicht einfach auf einer Einlagerung von Stärkesubstanz in die Schleimschicht beruhen kann.

Wie von FRANK (I, 175) speciell für *Tropaeolum* nachgewiesen wurde, werden diese Verdickungen erst innerhalb der ausgewachsenen Zelle gebildet und zeigen von Anfang an die gleichen Reactionen.

Abweichend von den soeben betrachteten Fällen verhalten sich die Endospermzellen von *Ceratonia siliqua;* bei diesen zeigt im ausgebildeten Zustande nur eine zarte dem mittleren Zellraum unmittelbar anliegende Lamelle die normalen Cellulosereactionen, während gerade die äussere Zellschicht im Wasser stark aufquillt und auch in Jod und Schwefelsäure sich nicht mehr färbt. Die zwischen den einzelnen Zellen liegenden Schleimschichten haben somit grosse Aehnlichkeit mit der Intercellularsubstanz thierischer Gewebe. Leider scheint die Entwicklungsgeschichte derselben noch nicht untersucht zu sein.

Gehen wir nun zu den vegetativen Organen über, so finden wir zunächst eine sehr reichliche Schleimbildung an vielen Laubknospen. Dieselbe findet bei diesen an verschiedenartig gestalteten Trichomgebilden statt, und zwar nach den Untersuchungen von HANSTEIN (III) stets durch Metamorphose einer unmittelbar unter der Cuticula gelegenen Membranschicht; durch Sprengung der Cuticula treten dann später die Schleimschichten frei nach aussen. Bei zahlreichen Pflanzen ist das Sekret jedoch mit einer in Alkohol löslichen »harzartigen« Substanz vermengt, die sich aber ebenfalls zunächst zwischen Cuticula und der darunter liegenden Celluloseschicht ansammelt.

Von Radlkofer (II, 100) wurde sodann nachgewiesen, dass in den Epidermiszellen verschiedener Gewächse (*Erica caffra*, *Arbutus Unedo* u. a.) eine Verschleimung der Innenwand stattfindet.

In den Blättern von *Loranthus* und *Viscum* fand ferner Marktanner-Turneretscher (I, 437) schleimführende Zellen, die namentlich in der Nähe der Gefässbündelendigungen lagen. Bei diesen soll die Schleimbildung ganz allmählich bis zur vollständigen Ausfüllung des Lumens der betreffenden Zellen führen.

Bei vielen *Malvaceen (Althaea officinalis, Malva vulgaris)* sind sodann im gesammten Parenchymgewebe, namentlich aber im Rhizom, schleimführende Zellen anzutreffen. Bei diesen tritt nach den Untersuchungen von Frank (I, 165) der Schleim, der sich mit Jod und Schwefelsäure nur gelb färbt, stets als secundäre Verdickung der Membran auf, während die primäre Cellulosemembran unverändert bleibt.

Dahingegen entsteht der Schleim, der in den meisten Orchideenknollen einen Theil der parenchymatischen Zellen im ausgebildeten Zustande vollkommen erfüllt, nach den Untersuchungen von Frank inmitten des Plasmakörpers in Form eines kugligen Tropfens, der zunächst dem Zellkern anliegt und erst durch allmähliches Wachsthum das Lumen der betreffenden Zellen vollkommen ausfüllt. Diese Zellen sind ferner noch dadurch ausgezeichnet, dass sie stets ein Raphidenbündel von Calciumoxalat enthalten, und es ist wahrscheinlich, dass die in den Raphidenschläuchen ganz allgemein anzutreffenden Schleime im Wesentlichen stets eine ähnliche Entwicklung besitzen.

Der im Rhizom von *Symphytum officinale* enthaltene Schleim unterscheidet sich von dem der Orchisknollen nach Frank dadurch, dass er von seiner Entstehung an mit den übrigen Zellbestandtheilen gemischt bleibt und auch nicht auf bestimmte Zellen beschränkt ist.

Auch der in den Schleimbehältern von *Tilia*, *Angiopteris* u. a. enthaltene Schleim entsteht jedenfalls zum grössten Theil durch direkte Metamorphose der Inhaltsstoffe der schleimbildenden Zellen, wenn bei diesen auch schliesslich stets die Zellmembran ebenfalls verflüssigt wird (Frank II, 112).

Eine Gummibildung von ganz allgemeiner Verbreitung findet sich ferner nach neueren Untersuchungen von Temme (II, cf. auch Frank II) bei allen Laubhölzern und zwar sowohl an künstlichen Wundstellen wie auch überall da, wo während der normalen Entwicklung der Pflanze eine Abtrennung irgendwelcher Theile stattfindet. Das Gummi soll hier stets auf Kosten der Inhaltsbestandtheile der Amylomzellen entstehen und erst von diesen aus in die Gefässe und Tracheïden secernirt werden. Die Substanz dieses Sekretes unterscheidet sich aber dadurch ganz wesentlich von den bisher betrachteten Pflanzenschleimen, dass sie in Wasser nicht einmal aufquillt und selbst in Kalilauge und Schwefelsäure unlöslich ist. Sie stimmt jedoch nach Temme insofern mit den übrigen Gummiarten überein, als sie, wie diese, bei der Oxydation mit Salpetersäure Oxalsäure und Schleimsäure liefern soll. Von Interesse ist es noch, dass sich diese Gummitropfen nach Temme mit Phloroglucin und Salzsäure ebenso wie die verholzten Membranen roth färben sollen. Die Function dieser Gummibildungen haben wir mit Temme unzweifelhaft darin zu suchen, dass dieselben einen hermetischen Verschluss des Gefässsystems bewirken, wozu sie allerdings nur in Folge ihrer Unlöslichkeit in Wasser befähigt sind.

Noch nicht vollkommen aufgeklärt ist sowohl ihrer inneren Ursache, als auch ihrer physiologischen Bedeutung nach, die namentlich bei einigen *Amygdaleen* und *Mimoseen* zu beobachtende enorme Gummibildung, bei der das Gummi oft in grosser Menge nach aussen abgeschieden wird. Bei dieser sogen. Gummosis werden ganze Zellkomplexe vollständig in gummiartige Substanzen umgewandelt.

Endlich gehört hierher wohl auch noch der sogen. Callus der Siebplatten; auf diesen werde ich im nächsten Kapitel bei der Besprechung der Siebporen zurückkommen.

Bei den Pteridophyten und Moosen findet nun zunächst ganz allgemein in den Archegonien eine Schleimbildung statt; der Schleim, der bei dem Oeffnen der Archgonien aus dem Archegonienhalse heraustritt und bei der Anlockung der Spermatozoen eine wichtige Rolle spielt (cf. Pfeffer VIII, 419), soll hier nach Janczewski (II, 419) durch Metamorphose aus der Membran der Halscanalzelle hervorgehen.

Ferner verdienen die Sporen der *Marsiliaceen* hier erwähnt zu werden, die im reifen Zustande mit einer dicken Schleimhülle bedeckt sind. Diese zeigt namentlich an den Makrosporen eine sehr zierliche Streifung und Schichtung und soll durch Auflagerung auf die primäre Membranschicht der Sporen entstehen.

Bei *Marsilia* findet ferner auch in den Früchten eine sehr reichliche Bildung von Schleim statt, durch dessen Quellung die feste Wandung derselben gesprengt wird und die einzelnen Sporangien aus denselben herausgedrängt werden. Der Schleim entsteht hier nach den Untersuchungen von Hanstein (V, 109) in gleicher Weise wie der Schleim der *Malvaceen*, dadurch, dass er der primären Cellulosemembran aufgelagert wird. Ein gleiches Verhalten zeigen nach den Untersuchungen von Prescher (I) auch die in zahlreichen *Marchantiaceen* vorkommenden Schleimorgane. Der in diesen enthaltene Schleim stimmt nach Prescher mit dem Schleim der Malvaceen auch insofern überein, als er schon bei seiner Entstehung das nämliche Verhalten wie im fertigen Zustande zeigt und wie diese durch Jod und Schwefelsäure nur gelb gefärbt wird.

Endlich sind Schleimbildungen der verschiedensten Art auch bei Algen und Pilzen sehr verbreitet; dieselben sind jedoch zum Theil zur Zeit noch sehr wenig erforscht. Ich verweise deshalb auch bezüglich der Pilze auf die Zusammenstellung von de Bary (I, 10 und 110) und will nur eine etwas eingehendere Besprechung der von Klebs (IV und V) näher untersuchten Schleimbildungen einiger Algen hier anreihen; es scheint mir dies um so mehr geboten, da dieselben nach diesen Untersuchungen in mannigfacher Beziehung ein ganz eigenartiges Verhalten zeigen.

Was nun zunächst die Gallertscheiden anlangt, die verschiedene Arten von *Zygnema*, *Spirogyra* und andere *Zygnemaceen* und auch eine Anzahl von *Desmidiaceen* als zusammenhängende Hülle überziehen, so hat Klebs (IV) nachgewiesen, dass dieselben keineswegs durch Metamorphose der Cellulosemembran entstehen, sondern stets scharf gegen diese abgegrenzt sind und dass sie somit auch als ein besonderes Organ der Zelle zu betrachten sind. Sodann constatirte Klebs, dass die Gallertscheiden stets zwei verschiedene Substanzen enthalten, von denen die eine mit heissem Wasser ausgezogen werden kann. Die in heissem Wasser lösliche Substanz ist ferner dadurch ausgezeichnet, dass sie durch gewisse Farbstoffe, wie Methylenblau, Methylviolett und Vesuvin ziemlich intensiv tingirt wird, während die in heissem Wasser unlösliche Substanz in den genannten Farbstoffen vollkommen farblos bleibt. Bei der Behandlung mit einem der Farbstoffe treten nun in den Scheiden zarte Stäbchen auf, die in ihrem dem Zelllumen zugewandten Theile häufig zu einem feinen Netzwerk vereinigt erscheinen. Die nämliche Structur kann übrigens auch durch andere Mittel, wie namentlich durch Alkohol, sichtbar gemacht werden; sie beruht offenbar darauf, dass die beiden verschiedenen Substanzen in der Gallertscheide ungleichmässig vertheilt sind.

Ueber die chemische Zusammensetzung der beiden die Gallertscheide aufbauenden Substanzen lassen sich jedoch zur Zeit noch keine zuverlässigen Angaben machen. Zu der Cellulose scheinen sie jedoch jedenfalls in keiner sehr nahen Beziehung zu stehen, da sie mit Jod und Schwefelsäure oder Chlorzinkjod unter keinem Umstande die Cellulosereaction geben, eine Eigenschaft, die sie ja übrigens mit vielen der besprochenen Pflanzenschleime gemeinsam haben.

Die Gallertscheiden der Conjugaten sind nun ferner nach den Untersuchungen von KLEBS dadurch ausgezeichnet, dass sie nach Einlagerung gewisser Niederschläge, wie z. B. Berliner Blau, diese in Gemeinschaft mit einem mehr oder weniger grossen Theile der in Wasser löslichen Substanz der Gallertscheiden unter starker Verquellung nach aussen abstossen. Dieser Process erfolgt jedoch nur, wenn die gebildeten Niederschläge feinkörnig sind oder die betreffende Scheide nach Einlagerung derselben ganz homogen erscheint. Die Abstossung unterbleibt ferner bei verschiedenen Thonerde-, Eisenoxyd- und Chromoxydverbindungen, während im Uebrigen die chemische Beschaffenheit der Niederschläge auf das Gelingen der Abstossung nicht von Einfluss zu sein scheint. Dieselbe ist ferner auch von der Lebensfähigkeit des Plasmakörpers direkt nicht abhängig und erfolgt unter Umständen auch am getödteten Individuum. Schliesslich hat KLEBS noch die bemerkenswerthe Thatsache konstatirt, dass die Gallertscheiden in einer Lösung von Glycose und Pepton bedeutend an Dichtigkeit zunehmen durch Einlagerung einer in ihrer Zusammensetzung noch nicht ermittelten Substanz. Diese Verdichtung der Gallertscheiden erfolgt aber nur, wenn gleichzeitig lösliche Eiweissstoffe und eine Zuckerart in der umgebenden Flüssigkeit enthalten sind und ist wie die besprochene Abstossung unabhängig von der Lebensfähigkeit des Plasmakörpers. Ist es nun auch nicht gelungen, eine molekular-physiologische Erklärung für dies eigenartige Verhalten der Gallertscheiden zu geben und mag auch die biologische Bedeutung der beschriebenen Processe nicht allzu hoch anzuschlagen sein, so dürften sie doch insofern von Interesse sein, als sie zeigen, dass die Gallertscheiden eine komplicirte Organisation besitzen müssen, die die beschriebenen Erscheinungen veranlasst.

Im Wesentlichen übereinstimmend mit den Gallertscheiden der Conjugaten verhalten sich nun ferner auch die Gallertbildungen, die bei einer Anzahl sonst gallertfreier *Desmidiaceen* während der Bewegung derselben, bei der sie eine wichtige Rolle spielen (cf. KLEBS, V), ausgeschieden werden und gewöhnlich nur an ganz bestimmten Partien der Zelle auftreten. Ausserdem giebt KLEBS (IV) noch einige Mittheilungen über die Gallertbildungen einiger anderer Algen, die sich zum Theil ähnlich wie die soeben beschriebenen verhalten, zum Theil aber einfacheren Bau besitzen, vielleicht sogar zum Theil durch Metamorphose der Cellulosemembran entstehen.

6. Die Pilzcellulose.

Die Membranen der meisten Pilze unterscheiden sich dadurch von der reinen Cellulosemembran, dass sie mit Jod und Schwefelsäure, sowie mit Chlorzinkjod sich nur gelb oder braun färben und in Kupferoxydammoniak unlöslich sind; ebenso zeigen sie auch gegen Alkalien und Säuren im allgemeinen eine hohe Resistenzfähigkeit. Da sie nun aber auf der andern Seite auch nicht die Reaction auf Verholzung oder Verkorkung geben, scheint es zur Zeit geboten, in ihnen eine besondere Modifikation der Cellulose anzunehmen, die man gewöhnlich als Pilzcellulose bezeichnet.

Ob nun die abweichenden Eigenschaften der Pilzcellulose durch Einlagerung fremdartiger Körper oder durch chemische Verschiedenheit hervorgebracht wird, ist zur Zeit nicht zu entscheiden. Jedenfalls muss aber auch im letzteren Falle die Pilzcellulose zu der echten Cellulose in gewisser Beziehung stehen, denn es wurde von K. RICHTER (II) der Nachweiss geliefert, dass die Membranen einer ganze Anzahl von Pilzen die Reactionen auf reine Cellulose geben, wenn sie vorher längere Zeit hindurch mit Kalilauge behandelt sind. In vielen Fällen ist hierzu allerdings eine wochenlange Einwirkung der Kalilauge nothwendig. Uebrigens verhalten sich in dieser Beziehung die Membranen verschiedener Pilze sehr verschiedenartig und es sind auch eine Anzahl von Pilzen bekannt, deren Membranen namentlich im jugendlichen Zustande direkt die Cellulosereaction geben (cf. DE BARY I, 9).

7. Die Mittellamelle und die Innenhaut.

Bei sehr vielen dickwandigen Zellen beobachtet man zunächst auf der nach dem Zelleninneren hin gelegenen Seite der Membran eine zarte Lamelle, die sich durch abweichenden Brechungsindex von der übrigen Membransubstanz unterscheidet, man bezeichnet diese Lamelle gewöhnlich als tertiäre Membran, da jedoch ihre Entstehungsweise noch nicht sicher festgestellt ist, dürfte die von WIESNER herrührende Bezeichnung derselben als Innenhaut den Vorzug verdienen. Sodann findet man aber auch meist auf der Aussenseite der Zellen, mithin, wenn sie sich im Gewebeverband befinden, in der Mitte der zwei benachbarte Zellen trennenden Wandung, ebenfalls eine stärker lichtbrechende Lamelle, die häufig noch schärfer hervortritt als die Innenhaut. Man bezeichnet diese Lamelle gewöhnlich als die Mittellamelle oder als die primäre Membran; WIESNER hat für dieselbe den Ausdruck Aussenhaut vorgeschlagen.

In vielen Fällen, wo eine gleiche Differenzirung direkt nicht sichtbar ist, lässt sich das Vorhandensein derselben mit Hilfe mikrochemischer Reagentien demonstriren, und es kann nicht fraglich erscheinen, dass in allen Fällen auch chemische Differenzen zwischen den verschiedenen Schichten vorhanden sind.

Was nun zunächst die Innenhaut anlangt, so wurde namentlich von WIESNER (III, 53) gezeigt, dass dieselbe häufig gegen Chromsäure oder Schwefelsäure eine grössere Widerstandsfähigkeit besitzt und mit Hilfe dieser Reagentien isolirt werden kann. Am besten und ganz allgemein soll die Isolirung der Innenhaut aber mit Chlorwasser gelingen; sie erscheint dann als zusammenhängendes Häutchen, das alle Unebenheiten der Zellmembran überzieht und nicht nur die Tüpfelcanäle auskleidet, sondern auch über die Tüpfelschliesshäute sich ausbreitet. Die letzteren sollen sogar nach den Untersuchungen von DIPPEL (II, 173) in vielen Fällen nur aus den Innenhäutchen der beiden benachbarten Zellen bestehen, zuweilen aber noch Reste der Intercellularsubstanz in der Mitte enthalten.

Von DIPPEL (III) wurde neuerdings auch gezeigt, dass die Orientirung der optischen Elasticitätsachsen in den betreffenden Membranen für die Existenz eines zusammenhängenden Innenhäutchens spricht.

Ueber die chemische Constitution der Innenhaut fehlt es zur Zeit noch an umfassenden Untersuchungen; ich will in dieser Hinsicht nur erwähnen, dass dieselbe nach Wiesner (III, 53) reich an Eiweissstoffen sein soll.

Demgegenüber wird nun die Substanz der Mittellamelle häufig neben der verkorkten und der verholzten Membransubstanz als besondere Cellulosemodification unterschieden, und es werden dann namentlich die Unlöslichkeit in Schwefelsäure und Kupferoxydammoniak und die leichte Löslichkeit in dem Schulze'schen Macerationsgemische als charakteristische Reactionen derselben angeführt (cf. W. Behrens I, 294, und Poulsen II, 60).

Demgegenüber wurde von Dippel (II) festgestellt, dass die namentlich bei den meisten Holz- und Bastzellen häufig schon ohne jede weitere Präparation durch abweichende Lichtbrechung scharf hervortretende Mittellamelle keineswegs aus einer gleichartigen Masse besteht, sich vielmehr aus zwei verschiedenen Substanzen aufbaut, von denen die eine die innerste Schicht der Mittellamelle einnimmt also den aneinanderstossenden Zellen gemeinsam ist, während zu beiden Seiten derselben sich eine abweichende Substanz befindet.

Nach Dippel ist nun nur die innere Schicht der Mittellamelle, die er als Mittelplatte oder auch wohl als Intercellularsubstanz bezeichnet — eine Terminologie, der ich mich im Folgenden anschliessen werde — durch leichte Löslichkeit in der Schulze'schen Macerationsflüssigkeit und durch Unlöslichkeit in Schwefelsäure ausgezeichnet, während die beiden die Mittelplatte umgebenden Schichten sich im wesentlichen wie der übrige Theil der Zellmembran verhalten.

Man kann sich denn auch in der That durch Behandlung zarter Holzquerschnitte mit Salpetersäure und chlorsaurem Kali relativ leicht davon überzeugen, dass bei langsamer Einwirkung des Reagens nur eine innere Partie der Mittellamelle aufgelöst wird; auch ist das bei der Behandlung mit conc. Schwefelsäure restirende Zellnetz viel zu zart, um der ganzen Mittellamelle entsprechen zu können.

Ausserdem ist nun aber nach Dippel (II und III) die Intercellularsubstanz noch dadurch ausgezeichnet, dass sie optisch isotrop ist, während die übrigen Bestandtheile der Zellmembran, wie wir in einem späteren Kapitel noch näher sehen werden, bei der Beobachtung im Polarisationsmikroskop stets deutliche Anisotropie erkennen lassen. Ferner konnte Dippel an der Intercellularsubstanz in keinem Falle mit Chlorzinkjod oder Jod und Schwefelsäure die normale Cellulosereactionen hervorrufen. Er schliesst hieraus, dass dieselbe überhaupt keine Cellulose enthält, vielleicht aus einer gummiartigen Masse besteht.

Uebrigens zeigt die Intercellularsubstanz in vielen Fällen sicher die Reactionen der verholzten Membranen, so konnte ich mich z. B. bei dem Holz von *Taxus* auf das bestimmteste davon überzeugen, dass auch die Mittelplatte im Sinne Dippel's sich mit Phloroglucin und Salzsäure intensiv roth färbt, sogar schneller und intensiver als die übrigen Theile der Wandung. Es würde sich diese Thatsache jedoch auch leicht der Dippel'schen Auffassung gemäss deuten lassen, da wir ja bereits pag. 623 gesehen, dass ganz unzweifelhaft aus Gummi bestehende Massen sich mit Phloroglucin und Salzsäure intensiv roth färben.

Fraglich könnte es nun aber erscheinen, ob eine Intercellularsubstanz mit ähnlicher Beschaffenheit in allen Gewebesystemen der höheren Pflanzen vorhanden ist. Nach Dippel soll allerdings das optische Verhalten für eine solche Annahme sprechen. Dahingegen sind gewisse chemische Differenzen sicher vorhanden, denn eine in Schwefelsäure unlösliche Membran lässt sich in vielen Fällen jedenfalls nicht nachweisen; auch tritt die Rothfärbung der Intercellularsubstanz mit Phloroglucin und Salzsäure keineswegs in allen Fällen ein. Auf der andern Seite dürfte jedoch die leichte Löslichkeit in dem SCHULZE'schen Macerationsgemisch, die ja allein die Isolirung der Zellen mit Hilfe derselben ermöglicht, eine ganz allgemeine Eigenschaft der Intercellularsubstanz sein und ist auch bei unverholzten und dünnwandigen Zellen leicht zu konstatiren. Es scheint mir somit auch geboten, so lange keine umfassenderen Untersuchungen in dieser Hinsicht vorliegen, mit DIPPEL eine durch ihre leichte Löslichkeit in Salpetersäure und chlorsaurem Kali und durch ihr optisches Verhalten charakterisirte Intercellularsubstanz zu unterscheiden, die jedoch im Uebrigen auch gewisse Verschiedenheiten zeigen kann.

8. Die Auskleidungen der Intercellularen.

Die Auskleidungen der Intercellularen sind gerade in der neusten Zeit von verschiedenen Forschern eingehend untersucht worden, nachdem RUSSOW zuerst die Ansicht ausgesprochen hatte, dass dieselben plasmatischer Natur seien (cf. RUSSOW II, TERLETZKI I, BERTHOLD IV, 32, SCHENCK II, VON WISSELINGK I). Trotzdem ist es nach den vorliegenden Untersuchungen zur Zeit noch nicht möglich, ein irgendwie abschliessendes Urtheil über die Natur dieser Auskleidungen zu fällen. Nur soviel scheint mir namentlich durch SCHENCK und WISSELINGK festgestellt zu sein, dass die feinen Häutchen, die in den meisten Fällen die Intercellularen überziehen, nicht aus plasmatischer Substanz bestehen, sondern vielmehr von verkorkter oder verholzter Cellulose gebildet werden. Vielleicht stehen dieselben auch zu der Intercellularsubstanz in Beziehung, wie dies von SCHENCK angenommen wird, allerdings auf Grund von Beobachtungen, deren Richtigkeit neuerdings von BERTHOLD (IV) zum Theil bestritten wird.

In einigen Fällen ist es nun aber auch beobachtet, dass körnige Massen entweder in dünner Schicht die Intercellulargänge auskleiden oder dieselben ganz erfüllen; es stimmen dieselben auch in manchen Reactionen mit der Substanz des Plasmakörpers überein. Neuerdings ist es BARANETZKI (III, 187, Anm.) sogar gelungen, in der die Luftkanäle von *Myriophyllum spicatum* und *Ceratophyllum demersum* auskleidenden körnigen Masse Stärkekörner und Chloroplasten zu beobachten, sodass in diesen Fällen an der plasmatischen Natur dieser Auskleidungen nicht gezweifelt werden kann; dieselben sollen auch nach BARANETZKI durch feine Plasmafäden mit den angrenzenden Zellen in Verbindung stehen. Umfassendere Untersuchungen werden aber erst darüber zu entscheiden haben, ob derartige plasmatische Auskleidungen der Intercellularen eine allgemeinere Verbreitung besitzen.

Schliesslich mögen an dieser Stelle auch die centrifugalen Wandverdickungen Erwähnung finden, die von LUERSSEN (I, 641) in den Intercellularen verschiedener *Marattiaceen* entdeckt wurden. Dieselben haben bald knötchen-, bald stäbchenförmige Gestalt, bald sind sie auch langgestreckt und in complicirter Weise verzweigt und mit einander verschmolzen.

Wie neuerdings von SCHENCK (III) nachgewiesen wurde, werden diese Gebilde, ebenso wie die nicht verdickte Wandung des Intercellularraumes von einem feinen Häutchen überzogen, das in seinem chemischen Verhalten mit den gewöhnlichen Auskleidungen der Intercellularräume vollkommen übereinstimmt. Die von diesen Häuten umschlossene Masse der Verdickungen besteht jedoch nach den Untersuchungen von SCHENCK höchst wahrscheinlich aus einer schleimartigen Substanz und ist wie die Intercellularsubstanz durch leichte Löslichkeit in dem SCHULZE'schen Macerationsgemisch und dadurch, dass es unter keinem Umstand sich mit Jod und Schwefelsäure blau färbt, ausgezeichnet.

Ob nun endlich die bei verschiedenen Selaginellen von HEGELMAIER (II, 522) an den die grossen Luftkanäle durchsetzenden Zellreihen aufgefundenen ringförmigen Verdickungen, die ebenfalls in die Intercellularräume hineinragen, eine ähnliche Constitution besitzen, muss noch durch weitere Untersuchungen festgestellt werden.

Kapitel 16.

Die Gestalt der Zellmembran.

Während die Wandung der jugendlichen Zellen im Allgemeinen überall gleiche Dicke und somit auch eine vollkommen glatte Oberfläche besitzt, zeigen die Zellmembranen in den völlig differenzirten Geweben in Folge ungleicher Verdickung der verschiedenen Membranpartien eine sehr verschiedenartige Gestaltung, die jedenfalls in den meisten Fällen mit der physiologischen Funktion der betreffenden Zellen in enger Beziehung steht.

Vom rein morphologischen Standpunkte kann man nun zunächst, je nachdem die partielle Verdickung der Zellwand in das Innere der Zelle hineinragt oder nach aussen gerichtet ist, zwischen centripetaler und centrifugaler Membranverdickung unterscheiden. Ferner können aber auch die verdickten Partien der Membran überwiegen, so dass bei starker Membranverdickung von den unverdickt gebliebenen Stellen aus je nach der Form derselben verschiedenartig gestaltete Kanäle nach dem Lumen der betreffenden Zellen hin verlaufen. Man spricht in solchen Fällen von Membrantüpfeln oder auch, wenn durch Resorption des unverdickten Theiles der Membran eine offene Communication zwischen den benachbarten Zellen hergestellt ist, von Membranporen; letzterer Ausdruck wird übrigens in der Literatur auch häufig auf solche Fälle ausgedehnt, wo keine offene Communication besteht.

Es leuchtet ein, dass zwischen centripetaler Wandverdickung und Tüpfelung keine scharfe Grenze gezogen werden kann, so kann man z. B. bei gewissen Membranen ebenso gut von netzförmiger Verdickung als von spaltenförmiger Tüpfelung reden. Solche Uebergänge können uns aber nicht abhalten, obige auf die Mehrzahl der Fälle sehr gut passende Unterscheidung beizubehalten.

Endlich kann nun die Oberfläche der Zellmembran auch dadurch unregelmässig werden, dass an einzelnen Stellen derselben ein stärkeres Flächenwachsthum eintritt und in Folge dessen sich Partien derselben in das Innere der Zellen hineinwölben oder nach aussen hin vorkrümmen. Die so entstehenden Membranfaltungen sind jedoch im Allgemeinen von centripetalen and centrifugalen Wandverdickungen nur durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zu unterscheiden und sie mögen deshalb auch, wenn ganz analog gestaltete Wandverdickungen vorkommen, im Anschluss an diese besprochen werden.

1. Die centrifugalen Wandverdickungen.

Centrifugale Verdickungen können natürlich nur an solchen Zellen auftreten, die nicht allseitig mit anderen Zellen in Berührung stehen. Doch sind auch an den an die Intercellularräume grenzenden Wänden, abgesehen von den bereits (pag. 628) besprochenen eigenartigen Gebilden in den Intercellularräumen der

Marattiaceen und von *Selaginella* spec., irgendwelche centrifugale Verdickungen nur noch an den Idioblasten von *Nuphar* und *Nymphaea* beobachtet, bei denen, wie bereits pag. 598 mitgetheilt wurde, durch die der Membran eingelagerten Krystalle von Calciumoxalat höckerartige Hervorragungen hervorgebracht werden.

Häufiger finden sich centrifugale Wandverdickungen an den Epidermiszellen und namentlich an den die verschiedenen Trichome bildenden Zellen. Dieselben sollen hier nach den Untersuchungen von Schenck (I), die allerdings noch in manchen Einzelheiten einer genaueren Nachuntersuchung bedürfen, in dreifach verschiedener Weise zu Stande kommen.

Im ersteren Falle bilden sich Ausbuchtungen der gesammten jugendlichen Zellwand, die dann bei der späteren Verdickung der Wandung mit Cellulose ausgefüllt werden (Haare von *Medicago arborea, Onobrychis montana* u. a.).

Im zweiten Falle zeigt die Cuticula allein ein stärkeres Wachsthum, und es entstehen so Faltungen oder knötchenförmige Vorsprünge derselben, die ebenfalls von Cellulose oder von verkorkter Membransubstanz erfüllt werden. Solche Cuticularfalten sind namentlich an Blumenblättern anzutreffen; ferner zeigt dieselben z. B. auch die Epidermis von *Helleborus foetidus*, diese ist auch desshalb von Interesse, weil bei ihr die Cuticularfalten nicht die geringste Beziehung zu den einzelnen Epidermiszellen erkennen lassen, sondern in den verschiedensten Richtungen verlaufen und sich auch über die Radialwände der Epidermiszellen fortsetzen.

Bei der letzten Bildungsweise der centrifugalen Verdickungen sollen endlich hökerartige Erhebungen dadurch herbeigeführt werden, dass zwischen Cuticula und der darunter liegenden Celluloseschicht winzige Tröpfchen eines seiner Zusammensetzung nach noch gänzlich unbekannten Secretes abgeschieden werden, die dann die Cuticula in gleicher Weise wie bei den Drüsenhaaren vorwölben. Die Entwicklung dieser Verdickungen wurde von Schenck z. B. an den Haaren von *Cornus sibirica* näher untersucht.

Sehr mannigfaltig sind nun aber den soeben besprochenen Fällen gegenüber die centrifugalen Verdickungen derjenigen Zellen, die wie die Pollenkörner der Phanerogamen und die Sporen der Kryptogamen sich vollkommen aus dem Gewebeverbande isoliren und von der Mutterpflanze loslösen. Diese haben bald die Gestalt von spitzen Stacheln oder warzenförmigen Höckern, bald bilden sie Leisten, die in der verschiedenartigsten Gruppirung über dieselben verlaufen und auch in der mannigfaltigsten Weise mit Warzen und Stacheln combinirt sein können.

Der feinere Bau und die Entstehung dieser Gebilde wurde neuerdings an den Pollenkörnern und den Sporen der Gefässkryptogamen und Moose namentlich von Strasburger (I, 86) und Leitgeb (IV) eingehender untersucht. Ueber die Membransculptur der Pilzsporen verdanken wir dagegen namentlich de Bary (I, 107) werthvolle Aufschlüsse.

Es ist nun in dieser Hinsicht zunächst hervorzuheben, dass bei den meisten Sporen und Pollenkörnern drei verschiedene Membranen zu unterscheiden sind, von denen die mittlere zuerst entstehende neuerdings meist als Exine (Exosporium) bezeichnet wird, während für die der Exine nach innen und aussen aufgelagerten Schichten die Ausdrücke Intine (Endosporium) und Perine (Perinium, Episporium) gebraucht werden. Von diesen drei Schichten ist nun vorwiegend die Perine bei der Bildung der centrifugalen Verdickungen betheiligt. Sie geht nach den vorliegenden Untersuchungen höchst wahrscheinlich in den meisten Fällen aus dem ausserhalb der Exine befindlichen Plasma, dem Periplasma, hervor. Für eine Anzahl Lebermoose hat jedoch Leitgeb nachgewiesen, dass die Perine durch Metamorphose der innersten Membranschicht der Sporenmutterzelle entsteht. Für die meisten Fälle sind diese grösstentheils sehr complicirten Verhältnisse noch durch genauere Untersuchungen klarzulegen (cf. auch Berthold, IV, 314).

2. Die centripetalen Wandverdickungen.

Da die centripetalen Wandverdickungen natürlich keineswegs auf die an die freie Oberfläche grenzenden Wände der Zellen beschränkt sind, kann es nicht auffallen, dass dieselben eine viel grössere Verbreitung als die centrifugalen Wandverdickungen besitzen und in den verschiedenartigsten Gewebesystemen anzutreffen sind.

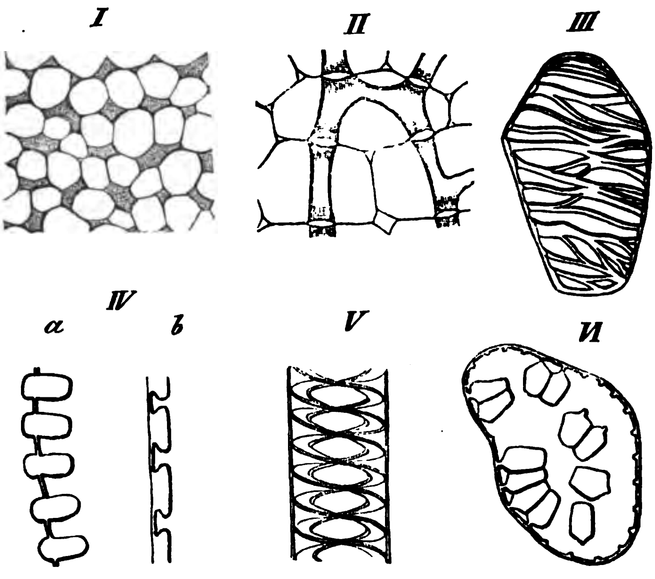
Den einfachsten Fall von ungleicher Membranverdickung bieten nun die excentrisch verdickten Zellwände, bei denen von den am stärksten verdickten Theilen der Zellmembran ein ganz allmählicher Uebergang zu den am wenigsten verdickten Theilen stattfindet und das Maximum und Minimum der Membranverdickung einander diametral gegenüberstehen. Solche excentrisch verdickten Zellen, die im Querschnitt eine gewisse Aehnlichkeit mit den excentrisch gebauten Stärkekörnern haben, sind z. B. in sehr typischer Ausbildung im hygroskopischen Säulchen der Gramineengrannen anzutreffen. Aehnlich verhalten sich auch bei zahlreichen Gewächsen die Zellen der Epidermis, des Korkes und der Schutzscheiden, und zwar ist bei diesen eine ganz bestimmte Orientirung zu der Oberfläche desjenigen Organes, dem sie angehören, zu constatiren: Die Epidermiszellen sind vorwiegend nach der Aussenseite hin verdickt, die Schutzscheiden aber auch sehr häufig auf der dem Innern des Pflanzenkörpers zugekehrten Membran. Die letzteren zeigen überhaupt nebst ihren mechanischen Verstärkungen eine grosse Mannigfaltigkeit in der Verdickungsform, die sogar bei nahestehenden Gattungen sehr verschieden sein kann (cf. Schwendener I, 26). Noch verschiedenartiger ist aber die Verdickungsweise bei den Zellen der Samenschalen (cf. Pringsheim IV, Lohde I, Fickel I und Marloth I).

Ein nicht gerade seltener Fall ist nun ferner auch der, dass diejenigen Partien einer Membran, welche die Contactflächen zwischen zwei benachbarten Zellen bilden, ganz vorwiegend verdickt sind, während die an die Intercellularräume grenzenden Membranen unverdickt bleiben. Eine solche Membranverdickung findet sich z. B. an den Zellen des Assimilationsgewebes von *Lycopodium annotinum*. Hieran schliesst sich dann die Verdickung der typischen Collenchymzellen, die lediglich auf die Kanten, in denen mehrere Membranen zusammenstossen, beschränkt ist (cf. Fig. 26, I).

Die Verdickung der Collenchymzellen bildet sodann den Uebergang zu den leistenförmigen Verdickungen, die namentlich an den Elementen des trachealen Systemes sehr verbreitet sind und eine sehr verschiedenartige Configuration zeigen können. So bilden dieselben bald Ringe, die in mehr oder weniger grossen Abständen übereinander stehen, bald Schraubenbänder, die in Einzahl oder zu mehreren an den betreffenden Membranen auftreten können, bald auch ein feines Netzwerk.

Es treten nun diese verschiedenen Verdickungsformen meist in ein und demselben Organe neben einander auf und zwar besitzen die zuerst gebildeten Tracheen und Tracheïden meist ringförmige Verdickungen, die sodann entstehenden spiralige; erst nach Vollendung des Längenwachsthums des betreffenden Organes treten auch netzförmige oder leistenförmige Verdickungen auf. Doch ist diese Regel keineswegs ohne Ausnahme, so sind namentlich spiralige Verdickungen auch häufig an den Tracheïden des secundären Holzes zu finden, so z. B. bei *Tilia* und *Taxus*.

Auch sind die leistenförmigen Verdickungen keineswegs auf das tracheale System beschränkt; vielmehr findet man namentlich netzförmige Verdickungen sehr häufig auch an den verschiedenartigsten parenchymatischen Zellen. So ist z. B. im Blatt von *Cycas circinalis* das gesammte parenchymatische Gewebe durch leistenförmige Verdickungen ausgezeichnet. Sehr verschiedenartige Verdickungen zeigen ferner auch die subepidermalen Zellen in den Wandungen der Antheren (cf. Hofmeister I, 169 und Leclerc du Sablon I), die Zellen der Wurzelhülle der Orchideen (Haberlandt III, 153, und Janczewski I) und die Zellen der primären Rinde vieler Coniferenwurzeln (de Bary III, 125).



(B. 562.) Fig. 26.

I Querschnitt durch das subepidermale Collenchym des Blattstieles von *Acanthus* spec. (125). II *Cathleya Skinneri*. Querschnitt durch Wurzelrindenzellen mit leistenförmigen Verdickungen (105). III *Epidendron ciliare*, isolirte Zelle aus der Wurzelhülle (105). IV a u. b Profilansichten von spiralig verdickten Gefässwandungen von *Cucurbita Pepo*. (Seibert $\frac{1}{20}$, I). V *Mamillaria elongata*. Stück einer Tracheïde aus dem Holzkörper des Stengels (250). VI *Aërides odoratum*. Querschnitt durch eine Faserzelle (VI nach Pfitzer).

So finden sich z. B., wie Fig. 26, II, die das Stück eines Querschnittes durch die Wurzelrinde von *Cathleya Skinneri* darstellt, zeigt, an diesen Zellen breite leistenförmige Verdickungen, die an benachbarten Zellen stets mit einander correspondiren und sich auf die Querwände fortsetzen. Ausserdem beobachtet man übrigens bei anderen Zellen derselben Wurzelrinde häufig auch noch feinere netzförmige Verdickungen, die sich aber an benachbarten Zellen nicht immer genau entsprechen. Fig. 29, III, stellt sodann eine isolirte Zelle aus der Wurzelhülle von *Epidendron ciliare* dar, die durch feine netzförmige Verdickung ausgezeichnet ist.

Die spiraligen Verdickungen bilden nach Mohl (III, 287) in der bei weitem grössten Mehrzahl der Fälle rechtsläufige Schraubenlinien[1]), doch kommen zuweilen auch linksläufige vor; es wurden von Mohl in einigen Fällen sogar an ein und demselben Gefässe Aenderungen in der Drehungsrichtung der Spiralen beobachtet. Häufiger sind jedoch Uebergänge zwischen spiraliger und ringförmiger

---

[1]) Nach der in der Botanik zumeist üblichen Terminologie von der Achse der Schraubenlinie aus gesehen, wie in Fig. 26, V.

Verdickung. Weitere Details über den Verlauf und Zusammenhang der leistenförmigen Verdickungen finden sich ferner bei Hofmeister (I, 168).

Was nun schliesslich die Querschnittsform der verschiedenen leistenförmigen Verdickungen anlangt, so lassen sich namentlich drei verschiedene Arten unterscheiden, die aber durch Uebergänge unter sich verbunden sind.

Bei der ersten findet ein ganz allmählicher Uebergang von den verdickten zu den unverdickten Partien statt, so dass also die Leisten in der Profilansicht ungefähr linsenförmig erscheinen. Diese Art der Verdickung findet sich namentlich an parenchymatischen Zellen (cf. Fig. 26, II).

Die Verdickungen der zweiten Art haben einen quadratischen oder rechteckigen Querschnitt und ragen auch im letzteren Falle meist nur wenig in das Lumen der betreffenden Zellen hinein (cf. Fig. 26, IV, a). Nur bei den ringförmig oder spiralig verdickten Tracheïden aus dem Holzkörper der mit dickem fleischigen Stamm versehenen *Cacteen* findet man den entgegengesetzten Fall, dass die breit bandförmigen Verdickungen mit der dünnen Kante der Membran aufsitzen und wie Fig. 26, V, die ein Stück einer solchen Tracheïde aus dem Stamm von *Mammilaria elongata* darstellt, zeigt, wendeltreppenartig in das Lumen der betreffenden Zelle hineinragen.

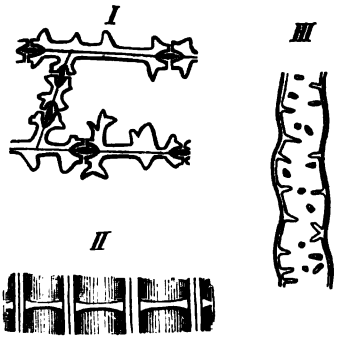
Endlich finden sich nun aber auch häufig solche Verdickungen, die nach dem Lumen der betreffenden Zellen zu bedeutend an Breite zunehmen und sich also über die unverdickte Membran hinüberwölben. Derartige Verdickungen sind ebenfalls an den Tracheen und Tracheïden sehr häufig anzutreffen und bilden den Uebergang zu den alsbald zu besprechenden Hoftüpfeln. Sie finden sich ferner auch, wie von Pfitzer (III, 24) gezeigt wurde, in den eigenthümlichen Faserzellen der Blätter und Luftwurzeln von *Aërides odoratum*, wo die Verdickungen durch so feine Leisten mit der Membran verbunden sind, dass sie bei der Präparation äusserst leicht von derselben abgerissen werden und sogar nach Pfitzer schon in der lebenden Pflanze in Folge irgend welcher Spannungen sich von der Membran loslösen sollen. Fig. 26, VI, stellt den Querschnitt durch eine solche Faserzelle dar, an dem die meisten Fasern durch den Schnitt losgerissen sind und sich zum Theil noch im Inneren der Zelle befinden.

Als dritte Art der Membranverdickungen sind nun endlich diejenigen zu nennen, die sich balken- oder zapfenartig von der Membran abheben und frei in das Innere der Zelle hineinragen. Unter diesen sind zunächst die Zellstoffbalken zu erwähnen, die in den Riesenzellen der *Caulerpen* ein reichverzweigtes System bilden, das in Verbindung mit der stark verdickten Aussenwand diesen Zellen die nöthige Festigkeit verleiht. Aehnliche Zellstoffbalken sind übrigens auch im Embryosack einiger Dicotylen (*Pedicularis silvatica*, *Veronica triphyllos* u. a.) beobachtet (cf. Hofmeister I, 181).

Cellulosebalken, die ebenfalls eine mechanische Bedeutung besitzen, wurden ferner von Leitgeb (V, 128) in den an die Spaltöffnungsschliesszellen grenzenden Epidermiszellen im Perigon von *Galtonia* und einigen anderen Monocotylen beobachtet. Dieselben sind häufig zu Bündeln vereinigt und verlaufen stets von der Rückenseite der Schliesszellen aus frei durch das Lumen der betreffenden Zellen und sollen nach Leitgeb eine Zusammendrückung der Schliesszellen verhindern, wenn in den Epidermiszellen ein starker Ueberdruck entstanden ist.

In ähnlicher Weise functioniren vielleicht auch die von P. Schulz (I, 7) in den Tracheïden verschiedener *Pinus* spec. (namentlich *P. nigra*, *Pinea* und *Pumilio)* aufgefundenen eigenartigen Verdickungen, die in diesen aber nur in den an die Markstrahlen grenzenden Theilen vorkommen und das Lumen derselben meist in tangentialer, selten in schiefer oder radialer Richtung durchsetzen sollen. An den Berührungsstellen mit der Membran sollen diese Balken zu flachen Scheiben verbreitert sein.

Radialverlaufende Querbalken wurden ferner von verschiedenen Autoren an einer Anzahl von Tracheïden beobachtet. So sollen dieselben zunächst nach Sanio (II, 117) in den Tracheïden von *Hippophaë rhamnoides* häufig vorkommen; ferner wurden dieselben von Winkler (I, 585) im Holz von *Araucaria brasiliensis* und von Kny (I, 199) in den Tracheïden von *Pinus silvestris* angetroffen. Diese Querbalken zeigen, wie aus Fig. 27, II, die ein Stück eines Radialschnittes durch das Holz von *Pinus silvestris* darstellt, ersichtlich ist, häufig in benachbarten Zellen einen gleichen Verlauf und lassen sich nach Kny bei *Pinus silvestris* häufig in ein und derselben Radialreihe durch mehrere Jahrringe hindurch verfolgen.



(B. 568.) Fig. 27.
I *Pinus silvestris*, Stück einer Quertracheide mit zackenförmiger Verdickung (500). II Id. Balkenförmige Verdickungen in den Tracheïden, Radialschnitt (125). III *Fegatella conica*, Stück eines Wurzelhaares (250).

Von Stoll (I, 757) wurden ferner Cellulosebalken von gleicher Beschaffenheit in den grösseren Markzellen von *Hibiscus reginae* und einigen verwandten spec. beobachtet, wo sie sich ebenfalls häufig durch lange Zellreihen hindurch aneinander reihen, die aber meist der Längsachse des Stengels parallel laufen. Diese Balken schliessen zum Theil kleine Krystalldrusen ein und bilden somit den Uebergang zu den bereits pag. 597 besprochenen Celluloseumhüllungen der Calciumoxalatkrystalle, die sich nach Stoll in gleicher Ausbildung, wie bei *Kerria japonica*, in den kleineren Markzellen von *Hibiscus reginae* regelmässig vorfinden sollen.

Balken- oder zapfenförmige Verdickungen, die aber meist frei im Lumen der betreffenden Zellen endigen, finden sich ferner im sogen. Transfusionsgewebe einiger *Cupressineen*, wo dieselben bald ausschliesslich von den Hoftüpfeln, bald auch von beliebigen Stellen der Membran ausgehen und namentlich bei *Cupressus* oft ein reichverzweigtes Balkensystem bilden (cf. Klemm I, 528); dasselbe Verhalten zeigen die bekannten Quertracheïden der Markstrahlen von *Pinus silvestris*, von denen in Fig. 27, I ein Stück abgebildet ist.

Ferner ist ein Theil der Wurzelhaare von *Marchantia, Fegatella* und einigen anderen Lebermoosen durch Verdickungen ausgezeichnet, die bald nur kurze Zacken, bald auch längere Balken bilden, die bis in die Mitte der betreffenden Zellen hineinragen und sich zuweilen auch verzweigen (cf. Fig. 27, III). Aehnliche Verdickungen hat Kny (II) auch bei den Wurzelhaaren von *Stratiotes aloides* aufgefunden; dieselben sind hier aber stets auf die Basis der Haare beschränkt und häufig korallenartig verzweigt.

Endlich sind zapfenförmige Verdickungen auch an den Quer- und Längswänden von *Sphaeroplea annulina* von Heinricher (I, 434) beobachtet worden, wo sie namentlich bei mangelhaftem Wachsthum in reichlicher Menge auftreten. Aehnliche Verdickungen beobachtete ich auch gelegentlich an einigen Exemplaren von *Cladophora*, die lange Zeit hindurch im Zimmer cultivirt waren. Ebenfalls mehr abnormen Charakter besitzen schliesslich auch die von Vöchting (II, 390) an den ganz oder zum Theil verkümmerten Spaltöffnungen von *Rhipsalis micrantha* beobachteten balkenförmigen Auswüchse.

3. Die Membrantüpfel.

Bevor ich auf die Form der verschiedenen Tüpfel näher eingehe, mag an dieser Stelle auf die allgemein verbreitete Eigenthümlichkeit derselben hingewiesen werden, dass sie an benachbarten Zellen stets mit einander correspondiren, so dass sie Canäle zwischen den einzelnen Zellen bilden, die nur in ihrer Mitte durch eine zarte Membran, die Tüpfelschliesshaut, unterbrochen sind. Offenbar wird somit durch die Tüpfel der diosmotische Stofftransport von Zelle zu Zelle in hohem Grade erleichtert, ohne dass gleichzeitig die Festigkeit der betreffenden Membranen in erheblicher Weise beeinträchtigt würde.

In scheinbarem Widerspruch mit dieser Auffassung von der Function der Tüpfel stehen jedoch offenbar diejenigen Fälle, wo dieselben sich auf den Aussenwänden der Epidermiszellen befinden. Wie nun aber von Ambronn (I) gezeigt wurde, haben wir es bei diesen meist gar nicht mit echten Tüpfeln zu thun, vielmehr entstehen diese scheinbaren Tüpfel in den meisten Fällen durch Wellungen oder Faltungen der Membran, die zur Erhöhung der Festigkeit derselben beitragen. Nur in zwei Fällen finden sich nach Ambronn (I, 107) echte Tüpfel auf den Aussenwänden der Epidermiszellen, nämlich an den Knollen einiger epiphytischer *Orchideen* und am Stengel und an den Blattscheiden von *Bambusa*. Die Orchideenknollen sind nun aber in ihrer Jugend stets von den dicht anliegenden Blättern eingehüllt, und es hat somit die von Ambronn ausgesprochene Ansicht eine grosse Wahrscheinlichkeit für sich, dass zwischen den jungen Knollen und den Blättern ein Stoffaustausch stattfinden möchte und dass die Tüpfel dann also in gleicher Weise wie die im Innern des Pflanzenkörpers befindlichen functioniren möchten. Entsprechendes gilt auch für *Bambusa*.

Sodann verdient noch an dieser Stelle erwähnt zu werden, dass die Tüpfelkanäle in manchen Fällen auch gegen Intercellularräume hin gerichtet sind; so hat Russow (IX, 137) zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass namentlich bei den Markstrahlzellen von *Larix*, *Quercus* u. a. die Tüpfelcanäle häufig nach den feinen das Holz in radialer Richtung durchsetzenden Intercellularen hin verlaufen, wie dies auch aus Fig. 28, die die Tangentialansicht einer Markstrahlzelle von *Qercus sessiliflora* darstellt, ersichtlich ist. In diesen Fällen dürften die Tüpfelkanäle unzweifelhaft zur Erleichterung des Gasaustausches der Markstrahlzellen mit den Intercellularräumen dienen.

(B. 564.)

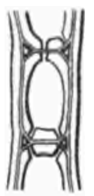


Fig. 28. Tangentialschnitt durch eine Markstrahlzelle von *Quercus sessiliflora* (500).

Dahingegen ist das eigenthümliche Verhalten der Bastzellen vieler *Cupressineen*, bei denen die Tüpfelkanäle der zum Theil sehr stark verdickten Membranen meist von den mit Intercellularsubstanz erfüllten Ecken, in denen mehrere Zellen zusammenstossen, ausgehen, zur Zeit vollkommen unerklärt, wenn man nicht mit Strasburger (I, 35) annehmen will, dass diese Tüpfelkanäle mit der bereits erwähnten Ablagerung von Calciumoxalatkrystallen in der Mittellamelle dieser Zellen in Beziehung stehen.

Je nach der Gestalt der Tüpfel lassen sich nun zunächst zwei verschiedene Arten derselben unterscheiden, die auch in ihrem Vorkommen meist auf ganz bestimmte Gewebesysteme beschränkt sind: die einfachen und die gehöften

Tüpfel. Bei den ersteren besitzt der Querschnitt des Tüpfelcanales im allgemeinen in allen Theilen dieselbe Grösse und Querschnittform, während bei den behöften Tüpfeln stets eine bedeutende Verengung des Tüpfelcanales nach dem Lumen der betreffenden Zellen zu stattfindet.

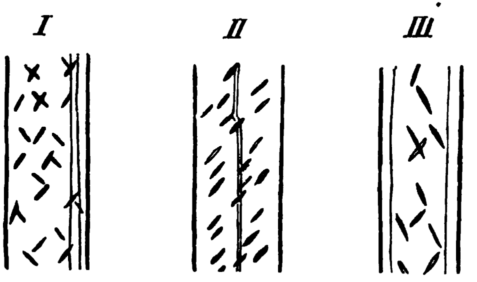
Unter den einfachen Tüpfeln kann man ferner nach der Querschnittsform des Tüpfelcanales zwischen rundlichen und spaltenförmigen Tüpfeln unterscheiden. Endlich ist noch eine Combination von einfachen und behöften Tüpfeln überall da anzutreffen, wo Zellen, von denen die einen durch einfache, die anderen durch behöfte Tüpfel ausgezeichnet sind, aneinander grenzen. Für derartige Tüpfel hat Russow (IX, 134) die Bezeichnung einseitige Hoftüpfel vorgeschlagen.

I. Was zunächst die einfachen rundlichen Tüpfel anlangt, so können dieselben entweder einen kreisrunden oder einen mehr ovalen Querschnitt besitzen. Im letzteren Falle steht die längere Achse der Querschnittsellipse meist transversal, selten longitudinal, niemals aber schief.

Die Längsachse des Tüpfelcanales zeigt im allgemeinen einen radiären Verlauf; bei den excentrisch verdickten Zellen steht sie meist senkrecht auf dem Verlauf der Schichten, doch kommen bei diesen auch Abweichungen nach dem Orte des stärksten Wachsthums hin vor (cf. Schwendener II, 431). Bei stark verdickten Zellen müssen sich nun offenbar die benachbarten Tüpfelkanäle einander immer mehr nähern, dieselben weichen aber dann auch häufig noch derartig von der radialen Richtung ab, dass sie schliesslich zu einem Tüpfelkanal verschmelzen; auf diese Weise entstehen die sogenannten verzweigten Tüpfelkanäle, die z. B. in den stark verdickten Zellen der Samenschale von *Cocos* angetroffen werden.

Durch rundliche Tüpfel sind nun namentlich die Reservestoffe speichernden Zellen, speciell die Holzparenchym-, Mark- und Markstrahlzellen ausgezeichnet. Sie finden sich jedoch auch nicht selten an anderen parenchymatischen Zellen, scheinen dagegen den prosenchymatischen ganz zu fehlen.

II. Spaltenförmige Tüpfel finden sich namentlich an den mechanisch wirksamen Zellen. So besitzen die langgestreckten Collenchymzellen meist spaltenförmige Tüpfel, bei denen der Spalt der Longitudinalachse der Zellen parallel läuft. Bei den echten Bastzellen sowie bei den Libriformzellen verläuft dieselbe dagegen fast ansnahmslos in der Richtung einer linksschiefen Spirale, wie in Fig. 29, I, bei der die Tüpfel der zugekehrten Membran durch dunklere Färbung ausgezeichnet sind; eine nothwendige Folge hiervon ist, dass die Tüpfel benachbarter Zellen sich kreuzen. Ausnahmsweise findet man jedoch auch eine andere Orientirung der Tüpfel. So verlaufen dieselben z. B. bei den inneren dickwandigen Zellen des hygroskopischen Säulchens der Grannen von *Avena sterilis* und *Stipa pennata* derartig, dass sie mit einander verbunden, schiefe Ringe bilden würden (cf. Fig. 29, II); in den Fruchtschnäbeln von *Geranium striatum*



(B. 565.) Fig. 29.
I u. II *Avena sterilis*. Stück einer isolirten mechanischen Zelle, I aus dem äussern, II aus dem inneren Theile der Granne (250). III *Geranium sanguineum*, Stück einer mechanischen Zelle aus dem inneren Theile der Granne (250).

kommen ferner auch Zellen mit rechts schief gestellten Tüpfeln vor, von denen in Fig. 29, III, ein Stück abgebildet ist (cf. ZIMMERMANN I). Schliesslich wurden von NAEGELI (VII, 146) bei den Bastzellen sogar an ein und demselben Tüpfelkanale derartige Richtungsänderungen beobachtet, dass die Längsachse des spaltenförmigen Querschnittes derselben in den äusseren Wandschichten einer linksgewundenen, in den inneren aber einer rechtsgewundenen Schraubenlinie entsprach; dasselbe wurde von SANIO bei *Cassytha filiformis* beobachtet (cf. HOFMEISTER I, 173).

Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass in einigen Fällen auch abwechselnde Erweiterungen und Verengungen des Tüpfelkanals vorkommen, und zwar sollen dieselben eine derartige Beziehung zur Schichtung der betreffenden Membranen zeigen, dass stets in den weicheren Schichten eine Erweiterung des Tüpfelkanales stattfindet (cf. HOFMEISTER I, 177).

III. Die echten (zweiseitigen) Hoftüpfel sind in ihrer Verbreitung lediglich auf die Elemente des trachealen Systems, die Tracheen und Tracheïden beschränkt.

Bezüglich des Baues derselben wurde bereits hervorgehoben, dass bei ihnen nach dem Innern der Zellen zu stets eine bedeutende Verengung des Tüpfelkanales stattfindet; es muss somit, da sie an benachbarten Zellen genau mit einander correspondiren, ein linsenförmiger Raum, der Tüpfelhof, entstehen, der nach beiden Seiten hin durch einen engen Kanal mit dem Lumen der betreffenden Zellen in Verbindung steht und durch die unverdickt gebliebene Membran, die Tüpfelschliesshaut, durchsetzt wird (cf. Fig. 30).

Was nun zunächst die letztere anlangt, so bleibt dieselbe, wie von TH. HARTIG zuerst auf experimentellem Wege und von SANIO durch sorgfältige anatomische Untersuchungen festgestellt wurde, auch nach der vollständigen Ausbildung der Hoftüpfel stets erhalten. Von RUSSOW (IX, 60) wurde ferner constatirt, dass die Tüpfelschliesshaut im frischen Splintholz stets in der Mitte des Tüpfelhofes ausgespannt bleibt und sich nur im Kernholz nach einer Seite hin der Hofwandung anlegt; das gleiche findet jedoch auch statt, wenn vor oder während der Präparation in den betreffenden Zellen durch Verdunstung Druckdifferenzen entstanden sind.

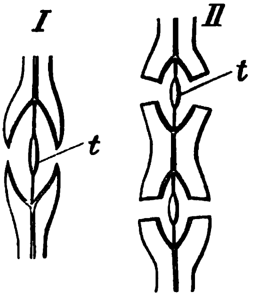


Fig. 30. (B. 566). Hoftüpfel von einem Tangentialschnitt von *Abies excelsa.* I Frühjahrsholz, II Herbstholz; t Torus; (SEIBERT $\frac{1}{20}$ III).

Die Schliesshaut zeigt nun ferner in allen Fällen in ihrer Mitte eine mehr oder weniger starke Verdickung (cf. Fig. 30, t), die neuerdings auf Vorschlag von RUSSOW meist als Torus bezeichnet wird, während für den dünnwandigen Rand der Schliesshaut von demselben Autor der Ausdruck Margo vorgeschlagen wurde. Der Torus soll nun nach RUSSOW (IX, 36) im Frühjahrsholz stets eine ebene Platte bilden, im Herbstholz dagegen eine linsenförmige Gestalt besitzen.

Der Rand der Schliesshaut soll nach den Untersuchungen von RUSSOW (IX, 66) bei vielen *Coniferen* und *Gnetaceen*, namentlich bei den *Cupressineen* und *Abietineen* eine deutlich ausgeprägte radialstreifige Structur besitzen, die an Flächenschichten des Hoftüpfels häufig scharf hervortritt und auf einer Differenzirung in Streifen verschiedener Dichtigkeit beruhen soll.

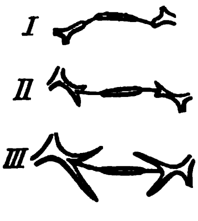
Ich will an dieser Stelle noch bemerken, dass es, an Alkoholmaterial wenigstens, mit Hilfe von Gentianaviolett leicht ist, auch an relativ dicken Schnitten die Tüpfelschliesshaut sichtbar zu machen; dieser Farbstoff wird nämlich aus wässriger Lösung ganz besonders stark von der Tüpfelschliesshaut aufgenommen und es erscheint diese schon ganz dunkel gefärbt, wenn die übrige Membran noch fast vollkommen farblos ist; nach der Tüpfelschliesshaut wird die Mittellamelle am intensivsten tingirt. Die Beobachtung geschieht am besten in Nelkenöl oder Canadabalsam. In letzterem lassen sich die tingirten Präparate auch conserviren.

Die Flächenansicht des Tüpfelhofes ist meist mehr oder weniger genau kreisrund, häufig aber auch in der Querrichtung der Zelle in die Länge gestreckt; nicht selten erstrecken sich auch die Tüpfelhöfe über die ganze zwischen zwei Tracheïden liegende Wand und stehen in so geringen Abständen übereinander, dass man die betreffenden Wände auch wohl als leiterförmig verdickt bezeichnen kann.

Verschiedenartig gestaltet ist nun endlich auch der Ausmündungskanal des Tüpfelhofes. So ist zunächst zu bemerken, dass derselbe nur bei dickwandigen Zellen, also namentlich im Herbstholz (Fig. 30, II) einen wirklichen Kanal darstellt, während im Frühjahrsholz die Ausmündung des Tüpfelhofes meist durch den zugespitzten Rand der Hofwandung bedeckt wird, die häufig noch mehr oder weniger stark gegen das Innere des Tüpfelhofes zu gekrümmt erscheint (Fig. 30, I).

Sodann zeigt auch die Flächenansicht des Ausmündungskanales gewisse Verschiedenheiten und ist bald der Gestalt des Tüpfelhofes entsprechend kreisförmig oder oval, bald aber auch spaltenförmig. In letzterem Falle entspricht die Spalte im Allgemeinen einer linksschiefen Schraubenlinie; dies ist z. B. auch bei den Tracheïden von *Taxus* der Fall, die desswegen besonders interessant sind, weil bei ihnen die an denselben Zellen auftretenden spiraligen Verdickungen rechtsläufig sind. Zuweilen ist auch beobachtet, dass sich mehrere Holztüpfel derartig zusammenlegen, dass sie einen spaltenförmigen Ausmündungskanal gemeinsam haben.

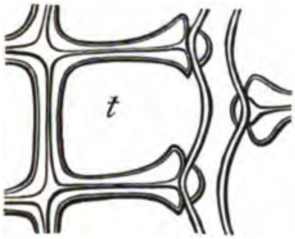
Die Entstehung der gehöften Poren wurde bisher namentlich von Sanio (III), Strasburger (I) und Russow (IX) an den Tracheïden von *Pinus silvestris* eingehend untersucht. Dieselben gehen nach diesen Untersuchungen, die in einigen Einzelheiten noch von einander differiren, aus den schon an den Radialwänden der Cambiumzellen vorhandenen grossen ovalen Primordialtüpfeln hervor, und zwar wird bei diesen durch Resorption der Intercellularsubstanz oder Wasserentziehung die Schliesshaut immer mehr verdünnt, während in der Mitte derselben der verdickte Torus entsteht (cf. Fig. 31, I); erst nach der Ausbildung des letzteren erhebt sich dann als ringförmiger Wulst die Hofwandung, deren Wachsthum aus der nach Sanio copirten Fig. 31 unmittelbar ersichtlich ist.



(B. 567.) Fig. 31. Querschnitte durch die in Entwicklung begriffenen Holztüpfel der Tracheïden von *Pinus silvestris*. Nach Sanio (650).

Was endlich die Funktion des Hoftüpfels anlangt, so kann wohl als sicher gestellt gelten, dass derselbe bei der Wasserbewegung im trachealen System eine wichtige Rolle spielt. Ebenso wenig wie es aber bisher gelungen, über die Mechanik des aufsteigenden Saftstromes in der Pflanze eine vollkommen einwurfsfreie Theorie aufzustellen, ebensowenig ist es zur Zeit möglich, über die Mechanik des Hoftüpfels eine experimentell begründete Ansicht auszusprechen (cf. Russow XI, 95, und Godlewski II, 615).

IV. **Einseitige Hoftüpfel** finden sich an allen denjenigen Wänden, die Elemente des trachealen und des reservestoffspeichernden Systems trennen, also namentlich zwischen Gefässen und Tracheïden einerseits und Holzparenchym- oder Markstrahlzellen andererseits.



(B. 568.) Fig. 32.

I *Pinus silvestris*, Stück eines Holzquerschnittes (550). t Tracheïde. Nach Russow.

In allen diesen Fällen wird stets nur auf der nach dem trachealen Elemente hin gelegenen Seite ein Tüpfelhof ausgebildet, während auf der anderen Seite eine Verdickung der Membran entweder ganz unterbleibt oder wenigstens keine Vorwölbung über die dünne Schliesshaut des Tüpfelhofes stattfindet.

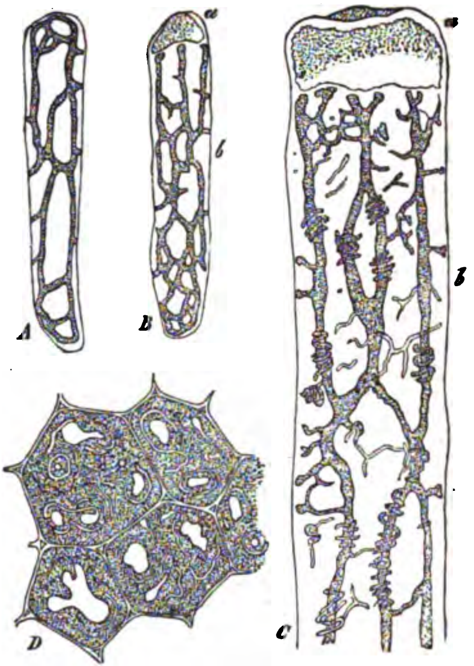


Fig. 33. (B. 569.)

Bertholletia excelsa, Samenschale. A u. B isolirte Zellen (75). C zarter Längsschnitt durch die Epidermis (a) und die subepidermalen Zellen (b) (220). D Querschnitt durch die subepidermalen Zellen (200). Nach Millardet aus Hofmeister's Pflanzenzelle.

Die einseitigen Hoftüpfel sind ferner nach Russow (IX, 135) dadurch ausgezeichnet, dass die Tüpfelschliesshaut eine gleichmässige Dicke besitzt, eine Differenzirung in Torus und Margo an ihr somit unterbleibt (cf. Fig. 32). Ferner besitzt der Tüpfelhof bei ihnen meist einen viel weiteren Ausmündungskanal als bei den zweiseitigen Hoftüpfeln.

Schliesslich mögen an dieser Stelle noch die ganz eigenartigen Tüpfelbildungen Erwähnung finden, die von Millardet (I) an den subepidermalen Zellen der Samenschale von *Bertholletia excelsa* aufgefunden wurden. Bei diesen kann, wie aus Fig. 33 ersichtlich ist, von einem eigentlichen Lumen kaum die Rede sein, vielmehr befindet sich in den Zellen ein System von reich verzweigten Canälen, von denen wieder engere Canälchen ausgehen, die die ersteren häufig spiralig umkreisen. Leider wurden diese Zellen bisher noch nicht entwicklungsgeschichtlich untersucht (cf. auch Strasburger I, 28).

4. Die Membranporen.

Poren, die eine unmittelbare Verbindung zwischen zwei Zellen darstellen, deren Canal also nicht durch ein Schliesshäutchen unterbrochen ist, wurden zuerst an den **Siebröhren** aufgefunden, deren Plasmakörper durch diese Poren zu einem zusammenhängenden Systeme vereinigt werden. Erst in neuerer Zeit wurde der Nachweis geliefert, dass auch in zahlreichen anderen Geweben die Zellwände durchgehende Poren besitzen und es ist sogar nach den zur Zeit vorliegenden Untersuchungen nicht unwahrscheinlich, dass die meisten lebenden Zellen einer Pflanze durch solche Perforationen mit einander in Verbindung stehen.

I. Bei den Siebröhren befinden sich nun die Poren namentlich auf den Querwänden und zwar sind diese, wenn sie genau transversal gestellt sind, stets in ihrer ganzen Ausdehnung siebartig durchbrochen, während bei den schiefgestellten Querwänden meist eine Anzahl von eng zusammenliegenden Poren zu scharf umgrenzten Membranpartien vereinigt ist, die man gewöhnlich als Siebplatten bezeichnet. Diese stehen auf der betreffenden Querwand meist in einer Reihe übereinander und sind durch stärker verdickte Membranpartien von einander getrennt. Ausserdem finden sich Siebporen aber auch häufig an denjenigen Längswänden, die zwei Siebröhren gegen einander abgrenzen. Sie sind bei diesen meist auch zu grösseren Complexen vereinigt, die man gewöhnlich als Siebfelder bezeichnet.

Die Siebporen gestatten nun übrigens nur so lange eine offene Communication, als die betreffenden Siebröhren noch functionsfähig sind, und es findet bei der späteren Obliteration derselben, die stets auch mit Aenderungen der Inhaltsbestandtheile verbunden ist (cf. Fischer IV), ein Verschluss der Siebporen statt. Derselbe wird bewirkt durch eine ziemlich stark lichtbrechende Masse, die in manchen Reactionen mit den oben besprochenen schleimartigen Modifikationen der Cellulose übereinstimmt und gewöhnlich als Callus bezeichnet wird, deren Zusammensetzung jedoch noch nicht sicher festgestellt werden konnte. Der Callus ist dadurch ausgezeichnet, dass er sich mit verdünnter Chlorzinkjodlösung, der etwas Jod und Jodkalium hinzugefügt ist, intensiv rothbraun färbt. Ferner kann man sich zum Nachweis desselben auch sehr gut des Corallins bedienen, das den Callus ebenso wie manche Pflanzenschleime schön hyacinthroth tingirt (Janczewsky I). Endlich sollen nach Russow (V, 63) bei der Tinction mit Anilinblau und nachherigem Auswaschen mit Glycerin nur der Callus und die Zellkerne blau gefärbt erscheinen.

Nach den Untersuchungen von Russow (V und VI) sind nun sowohl bei den Angiospermen und Gymnospermen, als auch bei den Pteridophyten derartige Callusmassen ganz allgemein an den Siebplatten und Siebfeldern anzutreffen; und zwar treten dieselben schon vor der vollkommenen Ausbildung der Siebporen auf und überziehen mit ganz dünner Schicht auch die activen noch functionirenden Siebporen; erst mit dem Alter der Siebröhren nimmt der Callus immer mehr zu, und es bilden sich zu beiden Seiten der Siebplatten dicke Calluspolster, die von den immer enger werdenden Poren durchsetzt werden, schliesslich aber überhaupt keine Perforation mehr erkennen lassen. Solche Calluspolster sind namentlich in den perennirenden Gewächsen zur Zeit der Winterruhe ausnahmslos anzutreffen, während im Frühjahr in diesen wieder eine partielle Auflösung des Callus stattfindet. Eine gänzliche Auflösung des Callus tritt an den obliterirten Siebröhren ein, aber stets erst dann, wenn auch die Inhaltsbestandtheile der Siebröhren verschwunden sind.

Ueber den Ursprung des Callus lassen sich noch keine sicheren Angaben machen, doch sprechen manche Beobachtungen dafür, dass derselbe durch Metamorphose des Siebröhreninhaltes, speciell des in diesem enthaltenen Schleimes, entsteht (cf. Fischer IV, 15). Die physiologische Bedeutung des Callus konnte bisher noch nicht festgestellt werden.

II. Gehen wir nun zu den an anderen Gewebesystemen beobachteten Membranperforationen über, so verdient zunächst hervorgehoben zu werden, dass dieselben in keinem Falle solche Dimensionen zeigen, wie bei manchen Siebröhren, vielmehr erscheinen die betreffenden Membranen meist nur von äusserst feinen Plasmafäden durchsetzt, die selbst in den günstigsten Fällen meist nur mit Hilfe unserer besten derzeitigen Objective und nach sehr sorgfältiger Präparation (cf. Gardiner I, 53, Russow IV, 565, und Strasburger VII, 616) mit vollkommener Deutlichheit wahrgenommen werden können.

Die grösste Mächtigkeit scheinen die Poren noch bei den Endospermzellen zu erreichen, wo sie auch von Tangl (I und II) zuerst aufgefunden wurden und nach umfassenden Untersuchungen von Gardiner (I) eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung sind. Bei diesen sind nun diejenigen Membranen, die keine Tüpfel besitzen, in ihrer ganzen Ausdehnung von feinen Plasmafäden durchsetzt; dies ist z. B. der Fall bei den Endospermzellen der *Strychnos* spec. Nach L. M. Moore (I, 596) sollen bei *Strychnos, Ignatia* die Plasmaverbindungen eine solche Mächtigkeit besitzen, dass sie bereits ohne weitere Präparation in Wasser sichtbar sein sollen. Bei den mit Tüpfeln versehenen Membranen sind die Perforationen dagegen meist auf die Schliesshäute derselben beschränkt und zwar verlaufen in diesen nur die in der Mitte derselben gelegenen Poren in gerader Richtung, während die am Rande befindlichen Poren sich meist mit der Mitte nach aussen krümmen. Die die Schliesshaut durchsetzenden Plasmafäden geben somit ein ähnliches Bild wie die achromatische Kernspindel; diese Aehnlichkeit wird noch dadurch erhöht, dass die Plasmafäden in ihrer Mitte häufig knötchenförmig verdickt erscheinen; es ist nun allerdings auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass diese Bilder zum Theil der mit der Präparation vorhandenen starken Quellung zuzuschreiben sind.

Aehnliche, aber relativ mächtige Perforationen hat sodann Goroschankin (I) bei den *Gymnospermen* zwischen den Corpusculis und den umgebenden Endospermzellen beobachtet.

Von Russow (III und IV) wurde ferner nachgewiesen, dass auch zwischen den Zellen des Rindenparenchyms und der Rindenmarkstrahlen eine offene Communikation besteht, die durch Perforation der Schliesshäute der grossen rundlichen Tüpfel bewerkstelligt wird. Die diese durchsetzenden Plasmafäden zeigen im allgemeinen dieselbe spindelförmige Anordnung wie bei den Endospermzellen (cf. Fig. 34). Auf der andern Seite stehen nun nach Fischer (IV, 33) die Siebröhren mit den Geleitzellen durch zarte Plasmafäden in Verbindung, während zwischen dem System der Siebröhren und den Rindenparenchymzellen nach den übereinstimmenden Untersuchungen von Russow und Fischer keine offene Communikation besteht.

(B. 570.)

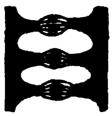


Fig. 34. Rhamnus frangula. Stück einer Längswand aus dem Rindenparenchym, mit Schwefelsäure und Anilinblau behandelt (Seibert, $\frac{1}{20}$ II).

Ausserdem hat Gardiner (I, 60) auch in den Parenchymzellen verschiedener reizbarer Organe Plasmaverbindungen nachgewiesen, die allerdings meist von sehr grosser Zartheit sind.

Nach den Untersuchungen von Terletzki (I) sollen ferner bei verschiedenen Farnen die Parenchymzellen unter sich in Verbindung stehen.

Unter den niederen Gewächsen sind neuerdings namentlich die *Florideen* und *Fucaceen* in dieser Hinsicht untersucht und zwar sollen bei den *Fucaceen* nach Hick (I) die Plasmaverbindungen eine viel grössere Mächtigkeit erreichen als bei den Phanerogamen und es sollen bei diesen sowohl im Rindengewebe als in den centralen Gewebe bald die Mitte der Querwände von einem dicken Plasmastrange durchsetzt sein, bald von einer grossen spaltförmigen Oeffnung, bald von einer Anzahl kleiner Oeffnungen siebartig durchbohrt sein. Aehnlich verhalten sich auch die Florideen, bei denen Plasmaverbindungen ebenfalls sehr häufig anzutreffen sind und eine sehr verschiedenartige Gestaltung zeigen (cf. Schmitz XI, 218 und L. M. Moore I, 602).

An den Membranen der Pilze sind Perforationen bislang noch nicht mit Sicherheit konstatirt worden; doch scheint in dieser Hinsicht beachtenswerth, dass nach den Angaben von Strasburger (VII, 325) an den Querwänden der Basidiomyceten und Ascomyceten ganz allgemein Tüpfel vorkommen, die die Mitte der betreffenden Zellen einnehmen und von einer Masse überzogen sind, die mit dem Callus der Siebröhren übereinstimmen und meist knopfförmig in das Lumen der betreffenden Zellen hineinragen soll.

Die Entstehung der Membranperforationen wurde zuerst von Russow (IV, 572) näher verfolgt. Da derselbe schon an den Primordialtüpfeln der Radiärwände der Cambiumzellen Perforationen der Schliesshäute sicher nachweisen konnte und ferner auch schon an den Zellen des Vegetationskegels einen Zusammenhang der Plasmakörper benachbarter Zellen beobachtete, nimmt er an, dass die porösen Membranen gleich bei ihrer Entstehung die betreffenden Perforationen besitzen; er weist ferner auch darauf hin, dass möglicherweise zwischen den Plasmaverbindungen und den aus der achromatischen Kernspindel hervorgegangenen Verbindungsfäden ein Zusammenhang bestehen möchte. Demgegenüber hat nun A. Fischer (IV, 38) nachgewiesen, dass die Querwände der Siebröhren vor der Ausbildung der Siebporen vollkommen geschlossen sind und dass sich keine Spur von plasmatischen Verbindungsfäden in ihnen nachweisen lässt. Ebenso gelang auch die Beobachtung der feinen Plasmafäden zwischen den Siebröhren und den Geleitzellen erst nach der vollständigen Ausbildung der Ersteren. Es muss also in diesen Fällen die Membranperforation erst einer nachträglichen Resorption ihre Entstehung verdanken.

Was nun schliesslich die Function der Plasmaverbindungen anlangt, so ist es wohl nicht wahrscheinlich, dass dieselben ausser bei den Siebröhren, wo sie allein bedeutendere Dimensionen annehmen, einen ausgiebigen Stoffaustausch zu vermitteln im Stande sind. Ob sie nun aber zur Uebertragung von Reizen oder zur Fortleitung von Fermenten dienen oder als Träger der erblichen Eigenschaften anzusehen sind, wie dies von verschiedenen Autoren angenommen wird, oder noch eine andere Function besitzen, lässt sich zur Zeit nicht mit genügender Sicherheit entscheiden.

Kapitel 17.

Die feinere Structur der Zellmembran.

Da ich vorziehe die über die Molecularstructur der Zellmembran aufgestellten Hypothesen erst im folgenden Abschnitte zu besprechen, soll in diesem Kapitel die feinere Structur der Zellmembran nur, soweit sie unter dem Mikroskop direct sichtbar ist oder durch geeignete Reagentien sichtbar gemacht werden kann, ihre Behandlung finden, und zwar werde ich beginnen mit der Schichtung der Zellmembran, daran wird sich dann die Besprechung der Streifung derselben knüpfen und schliesslich werde ich noch auf die von Wiesner neuerdings ausgesprochenen Ansichten über den Aufbau der Zellmembran aus Plasma und Dermatosomen kurz eingehen.

1. Schichtung. Die meisten Zellmembranen zeigen, wenn sie eine etwas grössere Dicke erreicht haben, eine mit mehr oder weniger grosser Schärfe hervortretende Schichtung, die wie bei den Stärkekörnern darauf beruht, dass die betreffenden Membranen aus Schichten von abwechselnd stärkerer und schwächerer Lichtbrechung bestehen. Diese Schichten zeigen im Allgemeinen einen der Oberfläche der Zellen parallelen Verlauf und erscheinen in Folge dessen bei regelmässig gebauten Zellen auf dem Querschnitt derselben als concentrische Kreise, auf dem Längsschnitt aber bei genauer Einstellung auf die Profilansicht der Membran als schmale Streifen, die der Achse der betreffenden Zelle parallel laufen. Die excentrisch verdickten Zellmembranen verhalten sich dagegen ähnlich wie die excentrischen Stärkekörner und können sowohl bezüglich der Dicke als auch der Anzahl der Schichten in den verschiedenen Theilen grosse Verschiedenheiten zeigen.

Es wurde nun namentlich von Hofmeister (I, 189) der Nachweis geliefert, dass die Deutlichkeit der Schichtung in hohem Grade von dem Wassergehalt der betreffenden Membranen abhängig ist, dass die Schichtung, wenn dieselben in Alkohol gelegt werden oder austrocknen, entweder ganz verschwindet, oder wenigstens bedeutend undeutlicher wird. Es kann somit als sichergestellt gelten, dass die Schichtung ebenso wie bei den Stärkekörnern zum grössten Theil auf ungleicher Quellungsfähigkeit der verschiedenen Schichten beruht; hierfür spricht ferner auch die Thatsache, dass bei starker Quellung in Säuren und Alkalien in vielen Fällen die Deutlichkeit und Anzahl der Schichten ganz bedeutend zunimmt.

Auf der anderen Seite dürften jedoch in manchen Fällen auch andere Differenzen, vielleicht chemischer Natur, bei der Schichtung mitwirken, wenigstens konnte ich bei den schön geschichteten Steinzellen aus dem Mark von *Podocarpus latifolius* auch durch vollkommene Austrocknung die Schichtung nicht vollkommen zum Verschwinden bringen.

Auf die abweichenden Ansichten Strasburger's über das Wesen der Schichtung, die schon bei der Besprechung der Schichtung der Stärkekörner erwähnt wurden, verzichte ich an dieser Stelle noch einmal näher einzugehen. Erwähnen will ich nur, dass man sich z. B. an den Steinzellen von *Hoya carnosa* mit voller Sicherheit davon überzeugen kann, dass bei der starken Quellung in Schwefelsäure sowohl die dichteren als auch die weniger dichten Schichten an Dicke bedeutend zunehmen.

2. Streifung. Die Streifung der Zellmembran wird dadurch hervorgebracht, dass in ein und derselben Membranschicht heller und dunkler erscheinende Streifen mit einander abwechseln, die natürlich auf der Flächenansicht der betreffenden Membran am deutlichsten hervortreten.

Diese Streifen zeigen nun in den verschiedenen Zellen eine sehr verschiedenartige Orientirung. So verlaufen dieselben zunächst in manchen Fällen, namentlich bei einer Anzahl von Algen (*Cladophora fracta, Chaetomorpha crassa* u. a.), theils der Längsachse parallel, theils in transversaler Richtung. Bei den mechanischen Zellen zeigt die Streifung dagegen meist einen spiraligen Verlauf und bildet je nach der Pflanzenart sehr verschieden grosse Neigungswinkel mit der Längsachse. Endlich wurde von Naegeli (VII, 124) bei den Tracheïden de Herbstholzes von *Abies excelsa* auch zuweilen eine schiefe Ringstreifung beobachtet.

Für eine Anzahl von Bastzellen gab Naegeli an, dass in denselben längere Stücke mit spiraliger Streifung mit kürzeren ringförmig gestreiften Partien abwechseln sollten; es wurde jedoch durch von Höhnel (V) der Nachweis geliefert, dass diese scheinbare Ringstreifung durch Knickungen oder Verschiebungen hervorgerufen wird, die durch die Druckkräfte der umliegenden Zellen bewirkt werden. Gewöhnlich tritt allerdings in Folge dieser Druckkräfte nur eine Wellung der Oberfläche an den angrenzenden Bastzellen auf, wie dies schon früher von Wiesner (IV) beobachtet wurde; bei den hier in Frage kommenden Zellen sollen diese Verschiebungen aber nach den Untersuchungen von Höhnel's meist auch feine Querspalten in den Membranen derselben hervorrufen, durch die das abweichende Verhalten der betreffenden Zellen gegenüber verschiedenen Reagentien und Farbstoffen erklärlich wird.

Besonders beachtenswerth ist es nun aber, dass sehr häufig sogar in ein und derselben Membran verschiedene Streifensysteme vorkommen; so findet man meist gleichzeitig longitudinale und transversale Streifung; ferner sind bei den spiralig gestreiften Membranen häufig zwei in entgegengesetzter Richtung und unter verschiedenem Neigungswinkel gegen die Längsachse verlaufende Streifensysteme vorhanden. Während nun aber Naegeli annahm, dass auch in ein und derselben Schicht eine Kreuzung verschiedener Streifensysteme stattfinden sollte, kommt nach den neueren Untersuchungen von Dippfl (II) Strasburger (I) u. a. eine solche Kreuzung innerhalb ein und derselben Schicht niemals vor, die in verschiedenen Richtungen verlaufenden Streifensysteme sollen vielmehr stets auch verschiedenen Membranschichten angehören. In der That konnte ich mich ebenfalls mit Hilfe des ausgezeichneten Zeiss'schen apochromatischen Systemes (Ap. 1,3, Brennw. 2,0) mit Sicherheit davon überzeugen, dass in den Bastzellen von *Vinca major* von den beiden Streifensystemen das eine, das eine linksschiefe Spirale bildet, den äusseren Schichten angehört, während das andre (rechtsschiefe) auf die inneren Schichten beschränkt ist.

Bezüglich der der Streifung zu Grunde liegenden Structur wurde nun von Naegeli die Ansicht vertheidigt, dass die Streifung ebenso wie die Schichtung auf einer Differenzirung in Streifen ungleicher Quellungsfähigkeit beruhen möchte. Demgegenüber hat jedoch neuerdings Dippel (II) namentlich am Coniferenholz eine Reihe von Beobachtungen angestellt, aus denen hervorgeht, dass bei diesen die Streifung durch eine feine spiralige Verdickung hervorgebracht wird, indem die helleren Streifen den verdickten Stellen, die dunkleren den Zwischenräumen der Zellhülle entsprechen. Dippel schliesst dies namentlich daraus, dass durch Wasser entziehende Mittel wie auch durch Austrocknenlassen die Streifung nicht zum Verschwinden gebracht werden kann, vielmehr häufig an Deutlichkeit noch zunimmt, dass sie umgekehrt an feuchten Objecten auch dann verschwindet, wenn dieselben in Cassiaöl oder eine andre Flüssigkeit, die nahezu denselben Brechungsindex, wie die Cellulosemembran besitzt, eingebettet werden, während sich die auf ungleicher Quellungsfähigkeit beruhende Schichtung in beiden Fällen gerade entgegengesetzt verhält. Endlich sollen auch nach Dippel die dunklen Streifen bei der starken Quellung in Säuren oder Alkalien keine Zunahme in der Breite erleiden.

Ob nun aber die Streifung in vielen oder gar in allen Fällen auf gleichen Umständen beruht, muss erst noch durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

3. Was nun schliesslich die neuerdings von Wiesner (III) ausgesprochenen Ansichten über die feinere Structur der Zellmembran anlangt, so scheint mir namentlich beachtenswerth, dass nach Wiesner alle Zellmembranen mit Ausnahme der der Pilze, bei verschiedenartiger Behandlungsweise in kleine rundliche Körper zerfallen sollen, die mit Micrococcen die grösste Aehnlichkeit haben sollen und

von **Wiesner** als Dermatosomen bezeichnet werden. Der genannte Autor nimmt ferner an, dass diese Dermatosomen in allen Membranen zunächst durch feine Plasmafäden zusammengehalten werden sollen, ohne jedoch irgend welche Beweise für diese Annahme zu erbringen; vielmehr giebt er l. c. p. 35 selbst an, dass bei der Leinenfaser die zwischen den Dermatosomen befindliche gelatinöse Masse sich mit Chlorzinkjod lebhaft violett färbte, während diese selbst viel weniger deutlich gefärbt wurden. Weitere Untersuchungen werden auch erst darüber zu entscheiden haben, ob den Dermatosomen **Wiesner**'s wirklich eine höhere Bedeutung beim Aufbau der Cellulosemembran zukommt oder ob ihre Isolirung nicht einfach dadurch hervorgebracht wird, dass sie als die dichtesten Partien der Membran den angewandten Reagentien am längsten Widerstand leisten. Immerhin scheint es mir aber sehr wahrscheinlich, dass eine umfassendere Anwendung der **Wiesner**'schen Untersuchungsmethoden auf die feinere Structur der Zellmembran einiges Licht zu werfen im Stande sein wird.

Kapitel 18.

Entstehung und Wachsthum der Zellmembran.

1. Membranbildung.

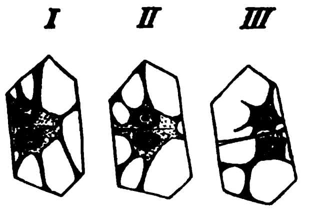
Wie bereits pag. 533 erwähnt wurde, entsteht die bei der Zelltheilung auftretende Scheidewand, wenn jene mit Kerntheilungen Hand in Hand geht, in der Aequatorialebene der karyokinetischen Kernfigur. Wir sahen auch bereits a. a. O., dass nach Vollendung der Karyokinese zwischen den beiden Tochterkernen noch fädige Differenzirungen bestehen, die man gewöhnlich als Verbindungsfäden bezeichnet und von denen man bis vor kurzem fast allgemein annahm, dass sie zum Theil durch die erhalten gebliebenen achromatischen Spindelfasern gebildet würden, ausserdem aber noch durch Differenzirung aus dem Cytoplasma vermehrt würden. Ich will jedoch bemerken, dass nach neueren Untersuchungen von **Berthold** (IV, 207) zwischen den Verbindungsfäden und den Spindelfasern keine genetische Beziehung bestehen soll, die ersteren vielmehr stets erst nach Vollendung der Karyokinese aus dem Cytoplasma hervorgehen sollen.

Vor der Bildung der neuen Scheidewand treten nun in der Mitte der Verbindungsfäden stets knötchenartige Verdickungen auf, die die sogenannte Zellplatte bilden und genau an der Stelle sich befinden, an der später die Cellulosemembran entsteht. Die Elemente dieser Zellplatte, die in stofflicher Beziehung mit den sogenannten Mikrosomen übereinstimmen sollen und aus Eiweissstoffen zu bestehen scheinen, bleiben jedoch stets von einander getrennt, es scheint aber durch Verschmelzung des dieselben umgebenden Cytoplasmas zunächst eine zusammenhängende Plasmaplatte zu entstehen, aus der dann erst die Cellulosemembran hervorgeht. Letztere soll sich nach **Strasburger** (I, 174) auf Kosten der Kernplatte bilden; ob aber eine directe Umwandlung der Mikrosomen der Kernplatte in die sogenannten Dermatosomen der Zellmembran stattfindet, wie dies neuerdings von **Wiesner** (III) angenommen wird, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

Wenn nun die Verbindungsfäden sich am Aequator nach allen Seiten hin bis zur Berührung mit der Membran der Mutterzelle ausgebreitet haben, so kann die Bildung der neuen Zellmembran offenbar simultan, also in allen

Theilen gleichzeitig erfolgen, und es scheint dies in der That eine in den vegetativen Geweben der höheren Gewächse sehr verbreitete Art der Membranbildung zu sein.

In anderen Fällen wurde aber von Treub (III) beobachtet, dass die in Theilung begriffenen Kerne sich der einen Seite der Mutterzelle nähern und dass dann auch zunächst nur auf dieser Seite die Verbindungsfäden sich der Mutterzelle anlegen. Ganz dem entsprechend beginnt dann auch die Bildung der Zellmembran auf dieser Seite und schreitet erst allmählich nach der gegenüberliegenden Seite fort, nachdem zuvor auch die beiden Kerne und die Verbindungsfäden sich ebendahin hinüberbewegt haben. Es wurde diese succedane Art der Scheidewand von Treub in den peripherischen Zellen der Samenknospen von *Epipactis palustris* direct am lebenden Materiale beobachtet. Fig. 35, I—III, stellt eine verkleinerte Copie der Treub'schen Zeichnungen dar, und zwar soll zwischen dem Stadium I und II ein Zwischenraum von 43 Minuten, zwischen II und III ein solcher von 3 Stunden und 17 Minuten liegen.



(B. 571.) Fig. 35.
Zelle aus der peripherischen Schicht der Samenknospe von *Epipactis palustris* während der Theilung. Nach Treub (365).

In ähnlicher Weise spielt sich auch die Membranbildung bei den *Spirogyren* ab, doch breiten sich hier die Verbindungsfäden nach Vollendung der Kerntheilung nach allen Seiten hin bis zur Berührung mit der Seitenwand der Mutterzelle aus und erzeugen an dieser zunächst eine ringförmige Verdickung, die unter entsprechender Bewegung der Verbindungsfäden immer mehr nach innen fortschreitet und schliesslich zur vollständigen Trennung der beiden Tochterzellen führt.

Fanden nun in diesem Falle die Wanderungen der Verbindungsfäden bereits nach der vollständigen Vollendung der Kerntheilung und ganz unabhängig von dieser statt, so tritt bei der Bildung der Pollenkörner sicher häufig eine nachträgliche Neubildung ganzer Systeme von Verbindungsfäden im Cytoplasma ein. So beobachtete Guignard (VI), dass nach der ersten Kerntheilung der Pollenmutterzellen der *Orchideen* eine Membranbildung ganz unterbleibt, dass aber zwischen den nach abermaliger Zweitheilung gebildeten vier Kernen dann Verbindungsfäden im Cytoplasma auftreten, in deren Mitte schliesslich die Membran der Pollenzellen entsteht.

Eine noch grössere Unabhängigkeit von dem Zellkerne zeigen sodann nach den Untersuchungen von Strasburger (VI, 158) die bei der Sporenbildung von *Anthoceros* auftretenden Verbindungsfäden. Bei diesen soll nämlich der Kerntheilung eine wiederholte Zweitheilung des Chromatophors und eine entsprechende Sonderung des Plasmakörpers vorausgehen und sollen nach der Kerntheilung die Verbindungsfäden ganz unabhängig von der winzigen Kernspindel zwischen den vier thetraëdisch angeordneten Plasmapartien auftreten.

Die Membranbildung bei *Anthoceros* bildet den Uebergang zu denjenigen Fällen, wo Membranbildung und Kerntheilung überhaupt ganz unabhängig von einander verlaufen, wie bei der Theilung der mehrkernigen Zellen und der Membranbildung der Primordialzellen. Was zunächst die ersteren anlangt, so will will ich nur die Zelltheilung von *Cladophora* erwähnen, die ähnlich wie bei *Spirogyra* mit der Bildung einer ringförmigen Leiste beginnt, die dann durch centripetales Wachsthum zur Scheibe vervollständigt wird. In diesem Falle unterbleibt aber die Bildung von Verbindungsfäden gänzlich und es geht der Membranbildung nur eine Einschnürung der Chromatophorenschicht und eine Ansammlung von farblosem Plasma und Zellsaft, an der Stelle, wo später die Scheidewand auftritt, voraus; ausserdem wurde von STRASBURGER (VI, 208) eine Strömung von plasmatischen Mikrosomen nach den Bildungsstätten der Membran hin beobachtet.

Ebenso lässt sich nun auch bei den sich mit einer Membran umhüllenden Primordialzellen, wie z. B. bei den zur Ruhe gekommenen Schwärmsporen keine morphologische Beziehung zwischen der Membranbildung und dem Zellkerne nachweisen. Immerhin lassen es aber die bereits pag. 522 erwähnten KLEBS'schen Beobachtungen nicht unwahrscheinlich erscheinen, dass auch in diesen Fällen dem Kern eine gewisse Bedeutung bei der Membranbildung zukommt.

2. Das Wachsthum der Zellmembran.

Ueber die Wachsthumsweise der Zellmembran ist es zur Zeit noch nicht möglich, ein entscheidendes Urtheil zu fällen und zwar begegnen wir hier, wie bei der Besprechung der Wachsthumsweise der Stärkekörner, namentlich zwei verschiedenen Theorien, der Intussusceptionstheorie und der Appositionstheorie, die beide auch in der letzten Zeit noch von verschiedenen Autoren vertheidigt und bekämpft wurden.

Was nun zunächst die erstere, die Intussusceptionstheorie, anlangt, so liegen theoretische Bedenken gegen dieselbe nicht vor, denn es ist ja *a priori* sehr wohl denkbar, dass sowohl das Dickenwachsthum als auch das Flächenwachsthum der Membran durch Einlagerung neuer Cellulosemolekeln oder durch das Wachsthum der bereits vorhandenen Membranmicellen bewirkt wird. Es kann dieser Process um so weniger auffallen, als ja auch weitgehende chemische Umlagerungen, wie z. B. die Verkorkung und Verschleimung der Zellmembran, sicher in vielen Fällen ohne unmittelbare Berührung mit dem Plasmakörper erfolgen.

Ebenso ist nun aber auf der anderen Seite das Dickenwachsthum der Zellmembran auch nach der Appositionstheorie vollkommen verständlich. Wenn man namentlich bedenkt, dass die in die Dicke wachsende Membran in den meisten Fällen jedenfalls einen hohen hydrostatischen Druck zu überwinden hat, dürfte die Appositionstheorie in dieser Hinsicht vielleicht *a priori* für wahrscheinlicher gehalten werden. Es bleibt jedoch zu berücksichtigen, dass ein Druck von 10—15 Atmosphären auf die meisten molecularen Processe, zu denen das Intussusceptionswachsthum im Sinne NAEGELI's unzweifelhaft gehört, meist keinen erheblichen Einfluss auszuüben vermag.

Anders verhält es sich nun aber mit dem Flächenwachsthum der Membran, dies kann offenbar, da wir es bei der Membran ja stets mit geschlossenen Figuren zu thun haben, durch einfaches Appositionswachsthum niemals bewirkt werden. Um nun aber auch dieses ohne die Annahme von Intussusceptionswachsthum erklären zu können, haben namentlich SCHMITZ (IV) und STRASBURGER (I) die Ansicht vertreten, dass das Flächenwachsthum der Membran lediglich eine Folge der durch den hydrostatischen Druck des Zellinhaltes auf dieselbe ausgeübten Dehnung sei, dass dasselbe also in gleicher Weise zu Stande komme, wie die Längenzunahme eines beliebigen Körpers, der über seine Elasticitätsgrenze hinaus gespannt ist. Das Flächenwachsthum würde somit einen sehr einfachen mechanischen Process darstellen, der von den übrigen Zellbestandtheilen ganz unabhängig sein und sich auch ohne Mitwirkung des Plasmakörpers in ganz gleicher Weise abspielen müsste. Dem letzteren wird von STRASBURGER nur in sofern eine Bedeutung für das Flächenwachsthum eingeräumt, als er die Dehnbarkeit bestimmter Membranpartien erhöhen soll, die dann auch in Folge dessen ein stärkeres Wachsthum zeigen.

Es scheint mir nun aber schon aus rein mechanischen Gründen bedenklich, eine so hohe Dehnbarkeit der Zellmembran anzunehmen, wie sie die Identificirung von Flächenwachsthum und passiver Dehnung nothwendig macht. Die Membranen müssten doch sicher in vielen Fällen um das vielfache ihrer ursprünglichen Länge ausgedehnt werden, eine solche Dehnung ist aber selbst bei den weniger festen Membranen, wie z. B. bei denen der Collenchymzellen, unmöglich.

Dass auch durch eine andauernde Dehnung über die Elasticitätsgrenze hinaus eine solche Ausdehnung nicht bewirkt werden kann, geht aus Versuchen von Ambronn (II, 54) hervor; bei diesen wurden Collenchymstreifen 2—3 Tage lang einer die Elasticitätsgrenze bedeutend überschreitenden Belastung ausgesetzt, und es zeigte sich, dass trotzdem die bleibende Verlängerung der betreffenden Streifen nicht grösser war, als nach einstündiger Belastung.

Es scheint mir somit erwiesen, dass das Flächenwachsthum der Membran durch einfache Dehnung nicht erklärt werden kann; es soll damit aber keineswegs die Bedeutung der Spannung für das Flächenwachsthum ganz in Abrede gestellt werden; vielmehr werden wir später noch sehen, dass die Grösse des Turgors jedenfalls einen wichtigen Factor bei dem Wachsthum der Zellen bildet.

Gehen wir nun zu den zu Gunsten einer jeden der beiden Theorien angeführten Beobachtungen über, so scheint es am zweckmässigsten ebenfalls das Dickenwachsthum und das Flächenwachsthum der Zellmembran gesondert zu besprechen.

I. Bezüglich des Dickenwachsthums der Zellmembran kann es nun zur Zeit als sehr wahrscheinlich gelten, dass jedenfalls in manchen Fällen eine Apposition neuer Lamellen auf die alte Zellmembran stattfindet. Es dürfte dies namentlich dann der Fall sein, wenn nach längeren Ruhepausen plötzlich wieder von Neuem ein Dickenwachsthum der Membran eintritt. Ein Beispiel hierfür bieten die Bastzellen von *Taxus baccata*, die zunächst stets dünnwandig sind, nach längerer Zeit aber zum Theil fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt werden. Bei diesen Zellen lassen die bereits vor dem Beginn der Verdickung der Innenseite der Membran aufgelagerten Krystalle von Calciumoxalat, die später von den Verdickungsschichten überzogen werden, keinen Zweifel darüber, dass die spätere Verdickung mit der Apposition einer neuen Lamelle beginnt; ausserdem zeigen übrigens die nachträglichen Verdickungsschichten nach Strasburger (VI, 34) auch ein abweichendes chemisches Verhalten.

Eine Apposition neuer Schichten findet ferner ebenfalls bei der nachträglichen Theilung der Epidermiszellen von *Viscum album* statt. Hier spricht der schon von Mohl (IV) geschilderte Schichtenverlauf für ein solches Wachsthum.

Sodann ist es nach Untersuchungen von Schmitz (IV, 8), die später von Strasburger (I, 189) bestätigt wurden, sehr wahrscheinlich, dass auch am Stammscheitel von *Bornetia secundiflora* mit dem Flächenwachsthum der Membran die Apposition neuer kappenförmiger Schichten Hand in Hand geht; immerhin kann aber der von Strasburger (I, Tf. IV, Fig. 55) abgebildete Schichtenverlauf nicht als zwingender Beweis gegen die Intusceptionstheorie gelten, da die Möglichkeit, dass derselbe durch innere Differenzirung entstanden sei, keineswegs ausgeschlossen erscheint.

Dahingegen scheinen mir die Beobachtungen, die Berthold (IV, 275) an den Membranen von *Conferva amoena* und einigen *Florideen* gemacht hat, unzweifelhaft dafür zu sprechen, dass bei diesen bei der Zelltheilung die Apposition einer neuen Membranschicht stattfindet, ob aber das weitere Dickenwachsthum dieser Schicht durch Apposition oder Intussusception erfolgt, lässt sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht entscheiden.

Besonders beachtenswerth für unsere Frage scheinen mir nun aber endlich die Beobachtungen, die neuerdings von Klebs (IV, 371) bei einigen Fadenalgen gemacht wurden und ebenfalls für ein Appositionswachsthum bei diesen sprechen. Klebs beobachtete nämlich, dass bei verschiedenen *Zygnema* spec. bei Cultur derselben in verschiedenen Eisenverbindungen und einigen anderen Salzen zwischen Plasmakörper und Membran dunkelgefärbte körnige Massen ausgeschieden werden, während die Zellen im Uebrigen normal weiter wachsen; es zeigte sich nun, dass diese Körnchen nach einiger Zeit ganz von Membransubstanz eingehüllt waren und sogar in einigen Fällen ganz nach aussen abgestossen wurden.

Demgegenüber fehlt es nun aber auch nicht an Beobachtungen, die wenigstens für manche Fälle ein Intussusceptions-Dickenwachsthum der Membran wahrscheinlich machen.

Vor Allen scheint mir in dieser Beziehung beachtenswerth, dass das pag. 626 erwähnte Innenhäutchen, das sich von der übrigen Membransubstanz durch chemisches und meist auch durch physikalisches Verhalten unterscheidet, in vielen Fällen schon bevor die betreffenden Membranen ihr Dickenwachsthum vollendet haben, an diesen deutlich nachweisbar ist. Die Richtigkeit dieser Beobachtung wird auch von Strasburger (I, 19) zugegeben, derselbe nimmt jedoch an, dass das Innenhäutchen, das er als Grenzhäutchen bezeichnet, in allen Fällen die jüngste Lamelle der wachsenden Membran darstellt und dass dasselbe erst, nachdem neue Schichten auf dessen Innenseite apponirt sind, andere chemische und physikalische Eigenschaften erhält. Diese Annahme scheint mir jedoch nur äusserst geringe Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, da sich, wie wir bereits pag. 626 sahen, das Innenhäutchen vielfach durch chemische Mittel als zusammenhängendes Häutchen isoliren lässt und namentlich auch der a. a. O. besprochene Verlauf der optischen Achsen an den Porenkanälen ganz mit dem Vorhandensein eines solchen Häutchens im Einklang steht.

Sodann hat neuerdings Wille (II, 8) gezeigt, dass das Wachsthum der Membran der Pollenmutterzellen von *Paeonia officinalis* ohne Annahme von Intussusceptionswachsthum nicht erklärt werden kann, es findet hier nämlich eine ganz beträchtliche Dickenzunahme der äusseren weicheren Schichten statt, obwohl dieselben gleichzeitig auch noch in die Fläche wachsen.

Ferner weist Wille darauf hin, dass die sogenannten Zwischenkörper an den Pollenkörnern von *Oenothera biennis* sowohl an Höhe als an Breite zunehmen, obwohl sie mit dem Plasmakörper nicht direct in Verbindung stehen. Dieser Fall scheint mir allerdings deshalb nicht völlig beweiskräftig, weil die Zwischenkörper gleichzeitig mit ihrer Grössenzunahme an Dichtigkeit immer mehr verlieren, so dass die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass das Wachsthum derselben nur ein scheinbares ist und die Volumzunahme lediglich durch erhöhte Wasseraufnahme bewirkt wird.

Als einen dritten Beweis gegen die Appositionstheorie führt Wille sodann die weitere Beobachtung an, dass bei den Pollenkörnern von *Armeria vulgaris* die centrifugalen Wandverdickungen, die hier aus Reihen dichtgestellter kurzer Stäbchen bestehen, bereits eine bedeutende Grösse erreicht haben sollen, bevor die Membran der Pollenmutterzellen aufgelöst ist, so dass also das Plasma der Tapetenzellen hier jedenfalls nicht an der Bildung der stäbchenförmigen Verdickungen betheiligt sein kann, wie Strasburger (I) für andere Fälle annimmt.

Es scheint mir jedoch in dieser Beziehung die neuerdings von Berthold (IV, 322) beschriebene Bildung der Pollenkörner von *Althaea rosea* beachtenswerth; bei dieser soll nämlich während der Contraction des Plasmakörpers des Pollenkornes an der Membran der Specialmutterzellen ein feiner plasmatischer Wandbeleg zurückbleiben, der mit dem Plasma des Pollenkornes durch feine Plasmafäden in Verbindung steht. Nachdem nun das Pollenkorn sich mit einer Membran umgeben, sollen dann in diesen Plasmafäden die stachelförmigen Verdickungen der Pollenhaut entstehen. Es folgt hieraus nun natürlich noch nicht, dass sich *Armeria vulgaris* ebenso verhalten müsste, immerhin dürfte doch eine sorgfältige Nachuntersuchung in dieser Hinsicht erwünscht erscheinen.

Ausserdem hat nun neuerdings auch Leitgeb (IV, 74, Anm.) aus seinen Untersuchungen über die Entwickelung der Sporenhäute der Lebermoose geschlossen, dass hier in mehreren Fällen jedenfalls Intussusceptionswachsthum stattfinden muss. Ob ferner die centrifugalen Wandverdickungen mancher Algen- und Pilzsporen, die wie die Zygosporen der *Mucorineen* nicht im Innern einer Zelle entstehen und bei denen also die Mitwirkung des Periplasmas gänzlich ausgeschlossen ist, sich ohne die Annahme von Intussusceptionswachsthum werden erklären lassen, muss erst noch durch eingehendere speciell diese Frage ins Auge fassende Untersuchungen entschieden werden. Dasselbe gilt endlich von den zum Theil sehr complicirten Membranskulpturen der *Demidiaceen*, deren Entstehung nach Wille (II, 21) durch die Appositionstheorie nicht soll erklärt werden können.

Es kann somit wohl schon jetzt als sehr wahrscheinlich gelten, dass das Dickenwachsthum der Cellulosemembran theils durch Appositions-, theils durch Intussusceptionswachsthum bewirkt wird; es muss aber weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben über die Verbreitung dieser beiden Wachsthumsweisen ein Urtheil zu fällen.

Bevor ich nun zum Flächenwachsthum der Membran übergehe, will ich noch kurz auf die Vorgänge eingehen, welche sich während der Bildung der leistenförmigen Verdickungen im Cytoplasma abspielen sollen. In dieser Beziehung wurde zuerst von Crüger (III) beobachtet, dass in den Zellen der Luftwurzelhülle der *Orchideen* und in den in Gefässe sich verwandelnden Zellen während der Zeit, wo die Bildung der leistenförmigen Verdickungen begonnen hat, in dem der Wand anliegenden Cytoplasma eine Anordnung der Mikrosomen besteht, die den Verdickungsleisten vollkommen entspricht; das Cytoplasma sammt den Mikrosomen soll ferner um so mehr an Masse abnehmen, je mehr die Verdickung der Membran fortschreitet; endlich soll nach Crüger der cytoplasmatische Wandbelag während der partiellen Membranverdickungen Strömungen zeigen, die den leistenförmigen Verdickungen parallel laufen.

Ganz analoge Beobachtungen machte sodann Dippel (IV), und zwar lieferten ihm namentlich die in der Entwicklung begriffenen Spiralzellen der Kapselwand und die Elateren verschiedener Lebermoose günstiges Beobachtungsmaterial. Schmitz constatirte ferner ein ähnliches Verhalten auch bei den Zellen der Samenschale von *Torrenia Fournieri*.

Neuerdings wurde aber von Strasburger (I, 78) darauf aufmerksam gemacht, dass bei den in Entwicklung begriffenen Gefässwandungen die Mikrosomenstreifen nicht den Verdickungen, sondern den unverdickt bleibenden Wandpartien entsprechen. Der genannte Autor konnte später dieselbe Vertheilung der Mikrosomen auch bei der Entwickelung der schraubenförmigen Verdickungen an den Elateren von *Trichia fallax* beobachten (cf. STRASBURGER XI, 308). Diese Untersuchungsergebnisse lassen natürlich eine sehr verschiedene Deutung zu, immerhin scheinen sie mir aber nicht dafür zu sprechen, dass eine directe Verwandlung der Mikrosomen in die Substanz der Zellmembran stattfindet.

II. Gehen wir nun zu dem Flächenwachsthum der Membran über, so muss zunächst hervorgehoben werden, dass in der That, wie wir im zweiten Abschnitte noch näher sehen werden, in den wachsenden Zellen durch osmotische Druckkräfte fast oder ganz ausnahmslos eine Dehnung der Membran bewirkt wird. Hieraus folgt nun aber natürlich noch nicht, dass das Wachsthum einfach als directe Folge dieser Dehnung anzusehen ist, vielmehr muss es mit Rücksicht auf die obigen Deductionen *a priori* viel wahrscheinlicher erscheinen, dass die Dehnung nur das Intussusceptionswachsthum der Zellmembran erleichtert, eine Anschauungsweise, die schon von NAEGELI ausgesprochen war, neuerdings aber namentlich von SACHS und H. de VRIES vertheidigt wurde.

Ein Zersprengen der äussersten Schichten durch Dehnung, das neuerdings von KLEBS (IV, 375) an einigen Algen beobachtet wurde, kann dieser Auffassung natürlich nicht widersprechen, da man ja nach der Intussusceptionstheorie zur Erklärung desselben bloss die Annahme zu machen braucht, dass diesen Schichten die Fähigkeit der weiteren Intussusception verloren gegangen ist.

Localisirtes Flächenwachsthum, wie es z. B. bei der Sprossung der Hefezellen und bei der Bildung der sternförmigen Zellen des Markes von *Juncus* spec. beobachtet wird, kann ferner nach beiden Theorien eine befriedigende Erklärung finden; nach der Appositionstheorie ist es ja nur nothwendig eine localisirte Erhöhung der Dehnbarkeit in den betreffenden Membranpartien anzunehmen.

Dahingegen wäre nun natürlich die Appositionstheorie aufzugeben, wenn es gelänge, nachzuweisen, dass ein Flächenwachsthum der Membran auch ohne Dehnung stattfinden kann.

In dieser Beziehung verdienen nun zunächst die Pollenschläuche Beachtung, wenn dieselben wenigstens, wie dies von STRASBURGER (IV, 194) angegeben wird, auch in solchen Fällen ein intensives Wachsthum an ihrem vorderen Ende zeigen, in denen die älteren Theile, speciell das Pollenkorn selbst bereits collabirt sind. Nach STRASBURGER soll nun trotzdem auch bei den Pollenkörnern das Flächenwachsthum ebenfalls einfach als Dehnung aufzufassen sein, die durch die treibende Kraft des vorwärtsströmenden Plasmas bewirkt wird. Es leuchtet nun aber ein, dass diese Kraft nur äusserst gering sein kann, denn von einem Widerhalt, den das Protoplasma nach STRASBURGER an den Seitenwänden des Pollenschlauches finden soll, kann doch, wenn wir dem Plasma einen flüssigen Aggregatzustand, wofür speciell in diesem Falle die lebhaften Bewegungserscheinungen sprechen, zuschreiben, nicht die Rede sein. Es scheint mir somit die STRASBURGER'sche Erklärung für das Wachsthum der Pollenschläuche nur dann mechanisch möglich, wenn man annimmt, dass die fortwachsende Spitze des Pollenschlauches eine ganz bedeutende Dehnbarkeit oder eine mehr halbflüssige Beschaffenheit besitzt. Ob nun diese Annahme berechtigt ist, muss erst durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

Sehr schwer mit der Appositionstheorie vereinbar scheinen mir sodann diejenigen Fälle zu sein, in denen eine Wellung der Membranen stattfindet, wie dies bei manchen Epidermiszellen, namentlich denen der Blumenblätter zu beobachten ist. Da diese Wellung meist nach beiden Seiten hin symmetrisch ausgebildet ist, kann dieselbe offenbar weder durch eine erhöhte Dehnbarkeit bestimmter Partien der Radialwände, noch auch durch überwiegenden Turgor in einer der beiden aneinander grenzenden Zellen erklärt werden. Die einzige mechanisch mögliche Erklärung scheint mir die zu sein, dass die Tangentialwände der betreffenden Zellen in der Zeit, wo die Wellung stattfindet, in verschiedenen Partien eine ungleiche Festigkeit besitzen, derart, dass sie an den sich in die Nachbarzelle hineinwölbenden Partien der Dehnung einen geringeren Widerstand entgegensetzen. Da jedoch nicht die geringsten Beobachtungen für eine solche Annahme sprechen, dürfte die viel einfachere Erklärung, dass die Wellung der betreffenden Zellen durch ein actives Membranwachsthum hervorgebracht wird, unzweifelhaft den Vorzug verdienen.

Ganz unvereinbar mit der Annahme eines ausschliesslichen Flächenwachsthums der Zellmembran durch Dehnung sind nun aber natürlich Membranfaltungen, die in das Innere der Zellen hineinragen, da diese ja dem hydrostatischen Drucke der Zelle entgegen wachsen müssen. Auf solche Membranfaltungen hat man nun aber bisher fast allgemein den Cellulosering, durch dessen Sprengung bei *Oedogonium* das Längenwachsthum der Zellen hervorgebracht wird, ferner die auf den Querwänden vieler *Spirogyra* spec. befindlichen ringförmigen Erhebungen und die leistenförmigen und bandförmigen Verdickungen vieler Blumenblattepidermen zurückgeführt; den grössten Umfang erreichen diese Bildungen aber endlich in den sogenannten »Armpallisadenzellen« des Assimilationsgewebes, die von *Pinus silvestris* schon seit längerer Zeit bekannt sind, von HABERLANDT (IV, 96) aber auch noch bei einer Anzahl von Angiospermen und Pteridophyten aufgefunden wurden.

In der That spricht nun auch die Beobachtung des fertigen Zustandes sehr für eine Entwicklung dieser Gebilde durch wirkliche Faltung der Membran, denn einerseits haben diese Erhebungen meist ganz dieselben chemischen und physikalischen Eigenschaften wie die übrige Membran, andererseits setzt sich auch häufig die Intercellularsubstanz oder auch ein Intercellularraum in dieselben fort.

Genauere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Membranfaltungen liegen nun aber zur Zeit nur von STRASBURGER (I, 196) vor. Nach diesen sind dieselben mit den leistenförmigen Verdickungen in eine Kategorie zu bringen und bilden bei ihrer Anlage stets homogene Leisten, die erst durch spätere Differenzirung in ihrem Innern an Dichtigkeit verlieren sollen. Mag nun dieser Erklärungsversuch für manche Fälle etwas sehr Gezwungenes haben, so scheinen mir Beobachtungen, die volle Beweiskraft gegen denselben besässen, zur Zeit nicht vorzuliegen; auf der anderen Seite lässt sich aber aus den bisher angestellten Untersuchungen noch viel weniger ein Beweis gegen die Intussusceptionstheorie entnehmen, und es muss umfassenderen Untersuchungen, die mir namentlich bei den Armpallisadenzellen einen Erfolg zu versprechen scheinen, vorbehalten bleiben, in dieser Beziehung eine sichere Entscheidung zu ermöglichen.

Mögen nun nach alledem zwar völlig beweiskräftige Beobachtungen gegen die Appositionstheorie zur Zeit nicht vorliegen, so scheint mir doch soviel sicher, dass das Flächenwachsthum der Zellmembran in sehr viel befriedigenderer Weise durch die Intussusceptionstheorie erklärt wird.

Kapitel 19.

Zellbildung und Zellwachsthum.

Nachdem wir im Obigen bereits die Entwicklung der einzelnen Zellbestandtheile eingehend geschildert haben, was mir der einfacheren Darstellung halber geboten erschien, bleibt uns in Bezug auf die Vermehrung und das Wachsthum der ganzen Zelle nur noch wenig zur Besprechung übrig.

I. Zellbildung.

Was nun zunächst die Frage nach der Entstehung der Zellen anlangt, so verdanken wir namentlich den Untersuchungen von Mohl, Schleiden und Naegeli die Constatirung der wichtigen Thatsache, dass in keinem Entwicklungsstadium der Pflanzen eine Neubildung von Zellen ohne Mitwirkung bereits vorhandener Zellen stattfindet, dass vielmehr alle Zellen einer höheren Pflanze aus einer befruchteten Eizelle durch Wachsthum und Theilung entstanden sind und dass diese wieder aus dem Plasmakörper einer Zelle der Mutterpflanze hervorgegangen ist. Ebenso ist auch bei den einfachst gebauten Pflanzen in keinem Falle eine Neubildung von Zellen beobachtet worden und wenn auch die Möglichkeit einer solchen Neubildung natürlich nicht in Abrede gestellt werden kann, so haben sich doch irgendwelche auf exakter Beobachtung beruhende Beweise für dieselbe bislang ebensowenig erbringen lassen, wie für eine Urzeugung niederer Organismen aus lebloser Materie.

Die Untersuchungen der letzten Decennien haben ja sogar zu dem Ergebniss geführt, dass auch verschiedene Zellbestandtheile eine gleiche Selbständigkeit wie die Zelle selbst besitzen. Wir sahen in Kap. 6 und Kap. 9, dass der Zellkern sich sicher, und die Chromatophoren höchst wahrscheinlich ausschliesslich durch Theilung vermehren.

Wenn nun eine Uebertragung dieser Körper auf die sämmtlichen Tochterzellen stattfinden soll, so muss offenbar mit der Zelltheilung stets auch eine Theilung des Kernes und der Chromatophoren Hand in Hand gehen. So sehen wir denn auch in der That, dass bei denjenigen Zellen, die nur ein einziges oder eine geringe und bestimmte Anzahl von Chromatophoren besitzen, der Zelltheilung stets eine Theilung der Chromatophoren vorausgeht; in keinem Falle lassen sich aber ausser dieser zeitlichen Aufeinanderfolge irgendwelche morphologischen Beziehungen zwischen diesen beiden Processen nachweisen.

Dahingegen haben wir bereits pag. 645 auf die zwischen der Kerntheilung und der Zelltheilung bestehenden Beziehungen hingewiesen und es mag an dieser Stelle nur noch einmal hervorgehoben werden, dass beide Processe zwar in den meisten Fällen in ganz bestimmter Weise ineinandergreifen, dass sie sich aber auch ganz unabhängig von einander abspielen können, wie dies namentlich bei den mehrkernigen Zellen der Fall ist.

Sehr verschiedenartig ist nun ferner auch das Verhalten der Cellulosemembran und des Plasmakörpers der Mutterzelle bei der Bildung der Tochterzellen, und man hat, gestützt auf diese Verschiedenheiten, verschiedene Arten von Zellbildung unterschieden, die jedoch auch jetzt noch von verschiedenen Autoren in sehr verschiedener Weise gegeneinander abgegrenzt werden (cf. Naegeli und Schwendener I, 552; Sachs V, 8; Strasburger VI, 353 u. a.).

Am zweckmässigsten scheint es mir jedoch in dieser Beziehung 4 verschiedene Fälle zu unterscheiden: die *Zellverjüngung*, die *freie Zellbildung*, die *Zelltheilung* und die *Zellverschmelzung*.

Als *Zellverjüngung* oder auch wohl als *Vollzellbildung* sollen zunächst alle diejenigen Zellbildungsvorgänge bezeichnet werden, bei denen der gesammte Plasmakörper der Mutterzelle zur Bildung einer einzigen neuen Zelle verwandt wird, wo also nur die Cellulosemembran der ersteren nicht mit auf die Tochterzelle übergeht. Wenn man bedenkt, dass der Plasmakörper das eigentlich Lebende innerhalb der Zelle darstellt, so dürfte es berechtigt erscheinen, diesen Process eher als eine Zellmetamorphose wie als Zellbildung zu bezeichnen.

Zweifelhaft könnte es erscheinen, ob man auch diejenigen Fälle, in denen ausserhalb der neugebildeten Zelle noch Plasmareste als *Periplasma* zurückbleiben mit hierher rechnen soll. Da jedoch das Periplasma einer selbständigen Lebensfähigkeit jedenfalls ganz entbehrt und wohl functionell meist mehr als Excret aufzufassen ist, scheint mir dies immerhin am zweckmässigsten.

Die *freie Zellbildung* und die *Zelltheilung* haben sodann das gemeinsam, dass bei ihnen stets eine *Vermehrung* der Zellen eintritt, sie unterscheiden sich aber dadurch von einander, dass bei der ersteren die neugebildeten Tochterzellen mit der Mutterzelle von Anfang an nicht im Gewebeverbande stehen, während bei der Zelltheilung auch die Membran der Mutterzelle auf die Tochterzellen übergeht und die zwischen diesen auftretenden neuen Scheidewände mit jener zu einem einheitlichen Ganzen verschmelzen.

Die obige Definition der freien Zellbildung schliesst sich im Wesentlichen der von BERTHOLD (IV, 287) gegebenen an, während man bislang gewöhnlich als charakteristisch für dieselbe angesehen hat, dass nicht der gesammte Plasmakörper der Mutterzelle bei der Bildung der Tochterzellen Verwendung findet. Aus den bereits bei der Zellverjüngung mitgetheilten Gründen scheint mir obige Definition unzweifelhaft den Vorzug zu verdienen.

Als *Zellverschmelzung* oder *Zellfusion* werden endlich alle diejenigen Fälle zu bezeichnen sein, wo zwei oder mehr Zellen sich derartig mit einander vereinigen, dass dadurch wieder ein einheitliches Ganze, eine neue Zelle, entsteht.

1. Eine *Zellverjüngung* findet nun ausschliesslich bei der Bildung solcher Fortpflanzungszellen statt, die sich entweder von der Mutterpflanze loslösen oder doch nach dem Absterben derselben frei werden.

Bei den Phanerogamen kommen also in dieser Beziehung nur die *Pollenkörner* in Betracht; diese gehen aber auch in der That aus den sogen. Specialmutterzellen, die durch wiederholte Zweitheilung der Pollenmutterzellen entstanden sind, in der Weise hervor, dass sich der Plasmakörper derselben contrahirt und mit einer neuen Membran umgiebt, während die Membran der Specialmutterzellen später aufgelöst wird.

Dagegen ist nun die Zellverjüngung bei den niederen Gewächsen viel häufiger anzutreffen und zeigt hier auch eine bei weitem grössere Mannigfaltigkeit. Am einfachsten gestaltet sich der Vorgang noch bei der Bildung vieler *Schwärmsporen*, wie z. B. bei *Vaucheria*. Hier zieht sich ebenfalls unter Wasserausstossung der gesammte Plasmakörper der Mutterzelle zusammen und rundet sich zu einem kugeligen oder ellipsoidischen Körper ab; es unterbleibt in diesem Falle aber zunächst die Bildung einer Cellulosemembran, vielmehr tritt die Schwärmspore nach Ausbildung der Cilien als Primordialzelle aus der Membran der Mutterzelle heraus.

Ueber die bei diesem Vorgange stattfindenden Umlagerungen im Plasmakörper, die in den Einzelheiten meist noch der genaueren Untersuchung bedürfen, vergl. BERTHOLD IV, 288.

In anderen Fällen findet ferner, wie bereits bemerkt wurde, eine Ausscheidung von Periplasma bei der Zellverjüngung statt; als Beispiel dieser Art erwähne ich nur die Oogonbildung der *Peronosporeen*, bei denen das Periplasma zum Theil zur Bildung der Perine verwandt wird, zum Theil aber auch nach der Reife der Sporen als feinkörnige Masse in dem zwischen dem Oogon und der Membran der Oogonmutterzelle gelegenen Raume zurückbleibt. Die Bedeutung des Periplasmas im letzteren Falle ist noch nicht aufgeklärt (cf Bary I, 146).

Die complicirteste Art der Zellverjüngung findet aber bei der Bildung der Spermatozoiden der *Pteridophyten*, *Muscineen* und *Characeen* statt. Diese beginnt nach den Untersuchungen von Campbell (I) damit, dass das Cytoplasma der Spermatozoidmutterzelle in den Kern derselben eine Einstülpung treibt, die allmählich zur runden Blase anschwillt, während der Kern sich gleichzeitig in den schraubenförmigen Körper des Spermatozoids verwandelt, zuletzt sollen dann die Cilien und zwar ebenso wie das Bläschen aus der Masse des Cytoplasmas gebildet werden.

2. Freie Zellbildung ist bislang in den Geweben der Phanerogamen nicht nachgewiesen, denn die Zellbildungsvorgänge im Embryosack, die gewöhnlich als freie Zellbildungen bezeichnet werden, sind nach der oben gegebenen Definition dieses Begriffes nicht hierher zu rechnen, da sowohl die Eizelle sammt den Synergiden und Antipoden, als auch die Endospermzellen sich der Membran der Mutterzelle anlegen.

Unter den niederen Gewächsen findet sich nun aber typische freie Zellbildung z. B. bei der Sporenbildung in den Ascis der *Ascomyceten;* hier sammelt sich die Hauptmasse des Plasmas der Asci um die zuvor durch successive Zweitheilung vermehrten Zellkerne an, und nachdem sich dann die einzelnen Plasmapartien abgerundet haben, grenzen sie sich durch eine Cellulosemembran gegen das Periplasma hin ab.

Ein zweites Beispiel für freie Zellbildung bildet sodann die Bildung der Oosporen von *Sphaeroplea*, die bereits pag. 503 kurz geschildert wurde. In ähnlicher Weise spielt sich auch die Schwärmsporenbildung bei *Cladophora* ab, und es geht auch bei dieser der gesammte Plasmakörper der Mutterzelle in die Tochterzellen über und unterbleibt mithin die Bildung von Periplasma.

3. Die Zelltheilung ist keineswegs wie die beiden soeben besprochenen Zellbildungsvorgänge lediglich auf die Fortpflanzungsorgane beschränkt, sie bildet vielmehr bei den vegetativen Zellen die ausschliessliche Art der Zellvermehrung.

Je nach der Richtung der nach einander auftretenden Scheidewände und der späteren Verbindungsweise der successive entstandenen Zellen können nun durch die Zelltheilungen sehr verschiedene Arten von Zellkomplexen entstehen.

Zunächst kann die Gewebebildung ganz unterbleiben, indem die Tochterzellen sich nach vollendeter Theilung der Mutterzelle alsbald von einander trennen und abrunden, wie dies bei manchen niederen Algen und Pilzen der Fall ist.

Der nächst einfache Fall ist sodann der, dass die Theilungswände alle zu einander parallel verlaufen und senkrecht auf der Wachsthumsrichtung der Mutterzelle stehen, so entstehen Zellfäden, die entweder unverzweigt sind, wie z. B. bei *Spirogyra*, oder verzweigt wie bei *Cladophora*.

In dem folgenden Falle verlaufen die Scheidewände zwar nicht mehr parallel zu einander, stehen aber alle senkrecht auf ein und derselben Ebene, in der vorwiegend das Wachsthum des betreffenden Zellcomplexes stattfindet;

auf diese Weise entwickeln sich Zellflächen, die man z. B. bei verschiedenen *Coleochaete* spec. in typischer Weise ausgebildet findet.

Liegen endlich die Theilungwände in allen möglichen Ebenen, so entstehen Zellkörper, aus denen sich der Organismus aller höheren Gewächse aufbaut, und zwar findet bereits bei einer grossen Anzahl höher differenzirter *Algen* die Bildung echter Zellkörper statt, während dieselbe bei den *Pilzen* nicht angetroffen wird; vielmehr bestehen selbst die grossen Fruchtkörper der *Basidio-* und *Ascomyceten* aus verzweigten Zellfäden (Hyphen), die jedoch häufig derartig mit einander verwachsen sind, dass sie ganz den Eindruck eines echten Gewebes machen und in Folge dessen auch wohl als Pseudoparenchym bezeichnet werden.

Indem ich nun auf die Beziehungen zwischen der äusseren Form der Pflanzenorgane und der Richtung der in ihnen auftretenden Wände, sowie auf die mechanische Erklärung der hier zu Tage tretenden Gesetzmässigkeiten zurückkomme, will ich an dieser Stelle nur noch auf zwei eigenartige Theilungsvorgänge, die bei einigen niedrigen Gewächsen zu beobachten sind, kurz eingehen.

Der erste derselben, die Zelltheilung durch Sprossung, findet sich namentlich an den Hefezellen, deren vegetative Vermehrung ausschliesslich in der Weise geschieht, dass sich in den rundlichen Zellen zunächst durch localisirtes Flächenwachsthum einer im Verhältniss zur ganzen Zelle nur sehr kleinen Membranpartie eine kleine warzenförmige Erhebung bildet. Diese schwillt sodann immer mehr an, bleibt aber zunächst noch durch einen feinen Canal mit der Mutterzelle in Verbindung; erst nachdem die neue Zelle bereits eine beträchtliche Grösse erreicht hat, erfolgt die eigentliche Zelltheilung, dadurch, dass die Verbindung zwischen Mutter- und Tochterzelle durch eine Scheidewand aufgehoben wird.

In ganz gleicher Weise erfolgt ferner auch die Sporenbildung bei den *Basidiomyceten*, nur entsteht hier zunächst durch Ausstülpung der Basidienwandung ein längeres Stielchen (Sterigma), dessen Spitze dann erst zu der Spore anschwillt.

Noch eigenartiger verhält sich ferner die Zelltheilung bei den *Diatomeen*. Die Membran dieser Algen besteht bekanntlich aus zwei Theilen, von denen der eine wie der Deckel einer Pappschachtel über den anderen hinübergreift. Die Theilung erfolgt nun in diesem Falle in der Weise, dass die beiden Theile aus einander weichen und zu jedem ein neues Membranstück gebildet wird, das von dem Rande der älteren Membranhälfte überragt wird. Da diese Membranen nun später keine Streckung mehr erfahren, so leuchtet ein, dass in Folge dieser fortgesetzten Einschachtelung die neugebildeten Membranen immer geringere Grösse zeigen müssen. Dieser Verkleinerung wird jedoch dadurch eine Grenze gesetzt, dass bei der Auxosporenbildung wieder eine bedeutende Vergrösserung der Zellen eintritt. Ausserdem wurde von Otto Müller (II) gezeigt, dass die Zelltheilungsfolge bei den vegetativen Zellen eine derartige ist, dass die Verkleinerung der Individuen möglichst verlangsamt wird. Es beruht dies im Wesentlichen darauf, dass von den zwei durch Theilung entstandenen Tochterzellen sich immer die grössere schneller theilt als die kleinere.

Aehnliche Zelltheilungsvorgänge wie bei den *Diatomeen* wurden übrigens neuerdings von Berthold (IV, 275) an einigen *Conferva* spec. beobachtet.

4. Bei der Zellverschmelzung kann man zweckmässig zwei verschiedene Arten unterscheiden; bei der einen beschränkt sich die Vereinigung lediglich auf den Plasmakörper und den Zellsaft, bei der andern findet dagegen auch eine

Verschmelzung der Zellkerne statt. In letzterem Falle kann natürlich kein Zweifel darüber bestehen, dass wir es bei derselben mit einem wirklichen Zellbildungsvorgange zu thun haben. Ebenso wurde nun aber auch bereits pag. 500 angedeutet, dass es nicht unberechtigt ist, die durch Zellverschmelzung der ersteren Art entstehende Zellfusion ebenfalls als Zelle zu bezeichnen, und es soll dieselbe denn auch gleichfalls an dieser Stelle besprochen werden.

Eine Zellverschmelzung mit gleichzeitiger Vereinigung der Kerne findet nun, wie bereits pag. 539 mitgetheilt wurde, ausschliesslich bei dem eigentlichen Sexualacte der niederen Gewächse bis hinauf zu den *Pteridophyten* statt, mag derselbe nun auf einer Vereinigung gleicher oder ungleicher Fortpflanzungszellen beruhen.

Die Kernverschmelzung unterbleibt dagegen, wie dies neuerdings von Fisch (II) gezeigt wurde, bei der bei *Ustilagineen* häufig zu beobachtenden Copulation von Promycelzellen oder Sporidien, und man muss somit, wenn man in der Kernverschmelzung einen wesentlichen Factor des Sexualactes sehen will, wie dies neuerdings, wohl unstreitig mit Recht, meist geschieht, diese Copulationen für einen ungeschlechtlichen Vorgang halten.

Die Kernverschmelzung unterbleibt dagegen stets bei der Vereinigung rein vegetativer Zellen. Eine solche findet zunächst in sehr einfacher Form bei der Bildung der eigenartigen Spaltöffnungen der *Polytrichaceen* und *Fumariaceen* statt. Diese bestehen nämlich nach den Untersuchungen von Haberlandt (V, 461) im jugendlichen Stadium zunächst wie die gewöhnlichen Spaltöffnungen aus zwei Schliesszellen, später verschmelzen diese aber durch Resorption der zu beiden Seiten der Spalte gelegenen Membranpartien zu einer Zelle, während die Kerne auch nach dieser Vereinigung ihre Lage zu beiden Seiten der Spalte beibehalten.

Ebenso verhalten sich nun ferner auch die gegliederten Milchröhren, die aber durch Verschmelzung einer ganz unbeschränkten Anzahl von Zellen entstehen können. Ferner sind dieselben dadurch interessant, dass sie auch nach der Zellverschmelzung noch ein bedeutendes Längenwachsthum erfahren können; so beobachtete Schmidt (I, 447), dass bei einem Laubblatte von *Chelidonium*, das erst den dreissigsten Theil seiner definitiven Länge erreicht hatte, die Resorption der Querwände zwischen den die gegliederte Milchröhre bildenden Zellen bereits begonnen hatte.

Ferner gehört hierher aber auch die der Bildung der Tracheen vorausgehende Zellverschmelzung; dieselbe wurde von Mangin (I, 322) bei einigen Monocotylen näher verfolgt und vollzieht sich nach diesen Untersuchungen ungefähr zu der Zeit, wo die Membranverdickung der Längswände beginnt, und zwar geht der vollständigen Resorption der Querwände stets eine bedeutende Quellung derselben voraus. Ebenso soll nun übrigens nach Untersuchungen von Kny (III) bei der Bildung der Tracheïden verschiedener mit Dickenwachsthum versehener Monocotylen (*Yucca, Dracaena* u. a.) eine Zellverschmelzung stattfinden.

Endlich müssen wir nun aber auch die Plasmodienbildung der *Myxomyceten* als eine Zellverschmelzung auffassen, und es scheint mir keineswegs nothwendig, die Plasmodien als Zellcolonien zu bezeichnen, wie dies neuerdings von Zopf (I, 31) geschehen ist, namentlich mit Rücksicht darauf, dass dieselben einer sehr weitgehenden Theilung fähig sind, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüssen; mit demselben Rechte müsste man ja dann auch für eine *Vaucheria*-Zelle, die die gleiche Eigenschaft besitzt, dieselbe Bezeichnung anwenden.

2. Zellwachsthum.

Da, wie wir im Anfang dieses Kapitels gesehen haben, sämmtliche Vermehrung der Zellen auf Theilung bereits vorhandener Zellen beruht, muss, wenn keine fortwährende Verkleinerung derselben stattfinden soll, offenbar ein entsprechendes Wachsthum mit der Vermehrung Hand in Hand gehen. So sehen wir denn auch z. B. bei einem Zellfaden von *Spirogyra*, der bekanntlich aus lauter physiologisch und morphologisch gleichartigen Zellen besteht, Zellwachsthum und Zelltheilung in der Weise parallel gehen, dass eine neue Theilung erst dann erfolgt, wenn die aus der letzten Theilung hervorgegangenen Zellen ungefähr wieder die Grösse der Mutterzelle erlangt haben.

Eine so einfache Beziehung zwischen Zellwachsthum und Zellvermehrung findet jedoch nur in den seltensten Fällen statt, und es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass diese beiden Processe, die die Grösse der Zellen bedingen, ganz unabhängig von einander verlaufen können.

So haben wir in den einzelligen Pflanzen, wie *Mucor* oder *Caulerpa*, ein sehr ausgiebiges Wachsthum ohne jede Zelltheilung, bei *Stypocaulon* und anderen *Sphacelariaceen* findet ferner nach Geyler (I) ein Wachsthum fast ausschliesslich an der Spitze der Zweige statt, während die Zelltheilung erst in einiger Entfernung vom Scheitel beginnt und da am intensivsten ist, wo gar kein Wachsthum mehr erfolgt. Im Gegensatz hierzu findet bei den höheren Gewächsen die Zelltheilung meist gerade vorwiegend am Stammscheitel statt, während das Wachsthum der Zellen in einiger Entfernung vom Scheitel, in dem in der »Zellstreckung« begriffenen Theile, am intensivsten ist. Endlich haben wir in der Bildung der Schwärmsporen von *Cladophora* und *Saprolegnia* Beispiele intensiver Zelltheilung ohne jedes Wachsthum der Mutterzelle.

Bei den höheren Gewächsen können nun offenbar Grössenunterschiede zwischen den verschiedenen Zellen, die aus einem aus lauter gleichartigen Zellen bestehenden Meristeme hervorgegangen sind, nur dadurch hervorgebracht werden, dass die durch bedeutendere Grösse ausgezeichneten Zellen entweder eine geringere Anzahl von Theilungen oder ein intensiveres Wachsthum erfahren. Während man nun früher fast allgemein annahm, dass namentlich der erstere Factor bei der Gewebedifferenzirung der höheren Gewächse eine wichtige Rolle spielte, hat Krabbe (I) neuerdings gezeigt, dass Wachsthumsverschiedenheiten der verschiedenen Zellen eine viel allgemeinere Verbreitung besitzen und in ganz hervorragender Weise die Gewebebildung beeinflussen.

Offenbar ist nun aber ein intensiveres Wachsthum einer beliebigen im festen Gewebeverbande befindlichen Zelle, wenn keine Compression oder Resorption der umliegenden Zellen stattfindet, ohne Verschiebungen zwischen den verschiedenen Zellen nicht möglich. So hat denn auch Krabbe durch eine umfassende Untersuchung den Nachweis zu liefern gesucht, dass sogen. gleitendes Wachsthum, bei dem also die Membranen benachbarter Zellen sich auf einander verschieben, auf einander »gleiten«, eine in den Geweben der höheren Gewächse ganz allgemein verbreitete Erscheinung ist. Es scheint mir nun eine eingehende Besprechung dieser Untersuchungen um so mehr geboten, da sie auch für unsere Anschauungen von der Selbständigkeit der Zelle im pflanzlichen Organismus und den Zusammenhang derselben untereinander eine grosse Bedeutung besitzen; ich will es zunächst versuchen im Wesentlichen im Anschluss an die Krabbe'schen Deductionen, an einem möglichst einfachen Beispiele die hierbei in Frage kommenden Punkte klarzulegen. Ich wähle hierzu die Gefässbildung der Dicotylen und beschränke mich auf die Frage, wie die ganz beträchtliche Zunahme des tangentialen Durchmessers derselben, der den Durchmesser der Cambiumzellen oft um das mehrfache desselben übertrifft, zu erklären ist.

Die Untersuchung des jungen Splintes, in dem die Ausbildung der Gefässe beginnt und die im Cambiumring vorhandene radiale Anordnung der aus einer Cambiumzelle hervorgegangenen Tochterzellen die ersten Störungen erfährt, ergiebt nun Bilder, die im Wesentlichen nach dem in der beistehenden Figur 36, B dargestellten Schema gestaltet sind, in dem I eine Zelle darstellt, die im Begriff steht, sich in ein Gefäss umzuwandeln, während die herumliegenden Zellen 1—6 gewöhnliche Zellen etwa junge Holzparenchymzellen darstellen mögen. Es muss nun an diesem Schema sofort auffallen, dass die tangentiale Wand *(dc)* zwischen den Zellen 1 und 6 (ebenso wie die entsprechende Wand zwischen 3 und 4), die doch im cambialen Zustande offenbar dieselbe Länge besessen haben muss, wie die übrigen Tangentialwände, ganz bedeutend kürzer erscheint als diese. Da nun an eine theilweise Compression oder Resorption der betreffenden Tangentialwände nicht zu denken ist, bleibt allein die Annahme übrig, dass ein Theil der ursprünglichen Tangentialwand zwischen 1 und 6 sich gespalten hat und auf die schrägen Wände *ca* und *ce* übergegangen ist.

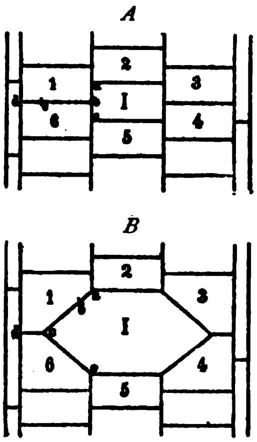


Fig. 36. (B. 572.)
Schematische Darstellung der Gefässbildung.

Gehen wir also von dem Stadium Fig. 36, A aus, in dem alle Zellen noch gleiche Grösse besitzen, so würde aus diesem das Stadium B in der Weise entstehen, dass sich das Membranstück *cb* zwischen 1 und 6 spaltet und dass die Membranstücke *ab* und *bc* (in A) zusammen das Membranstück *ac* (in B) bilden; ebenso wird *cb* + *be* (in A) zu *ce* (in B). Wenn wir nun aber keine Verkürzung dieser Membranstücke annehmen wollen, so muss offenbar mit diesen Verschiebungen ein radiales Wachsthum Hand in Hand gehen, denn die direkte Verbindungslinie *ac* würde ja natürlich kürzer ausfallen als die Summe aus *ab* und *bc*. Die Fig. B ist denn auch in der That unter der Annahme construirt, dass die radiale Streckung gerade so intensiv ist, dass das der Zelle I angehörende Membranstück zwischen *c* und *a* in seiner Länge unverändert geblieben ist.

Wir kommen nun zu der wichtigen Frage, wie verhält sich während dieser Verschiebungen die Wand der Zelle I, die zukünftige Gefässwand. Dieselbe muss offenbar ein bedeutendes Flächenwachsthum erfahren haben, denn die Strecke *ac* in Fig. B ist nach unserer Construction genau um die Strecke *bc* länger als *ab* in Fig. A, und es muss somit die Gefässwand bei der vollkommenen Symmetrie unserer Construction offenbar um 4 *bc* gewachsen sein. Je nachdem wir nun aber annehmen, dass das Flächenwachsthum auf die ganze Membran gleichmässig vertheilt ist, oder nur auf bestimmte Membranpartien beschränkt ist, muss ein sehr verschiedenartiges Gleiten der betreffenden Zellen auf einander stattfinden.

Es scheinen mir nun namentlich drei verschiedene Möglichkeiten in dieser Beziehung in Frage zu kommen: entweder die Membran wächst gleichmässig im ganzen Umfange, oder es wachsen nur die Radialwände oder es wächst nur der schmale Längsstreifen der Gefässwand, der der Radialwand zwischen 1 und 6 (resp. 3 und 4) gegenüberliegt. Im ersteren Falle muss offenbar ein Gleiten der gesammten Gefässwand auf den benachbarten Zellen stattfinden, während nach der zweiten Annahme nur die Radialwände des Gefässes auf den Radialwänden und den gespaltenen Tangentialwänden hingleiten. Nach der letzten Annahme bleiben dagegen auch die Radialwände der anliegenden Zellen mit der Gefässwandung in fester Verbindung und es drängt sich nur die wachsende Zone der Letzteren zwischen die Tagentialwände der benachbarten Zellen, die sie gleichzeitig auseinanderspaltet.

Es frägt sich nun, welche von diesen drei Wachsthumsweisen wirklich in der Natur vorkommt. Krabbe hält den zweiten Fall für den wahrscheinlichsten, giebt aber auch die Möglichkeit des ersteren zu; mir scheint nun aber der zuletzt besprochene *a priori* zum mindesten die gleiche Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, wenn nicht wegen seiner grösseren Einfachheit den Vorzug zu verdienen. Die Annahme eines localisirten Flächenwachsthums der Gefässwandung kann natürlich in dieser Beziehung kein Bedenken erregen, da ein solches ja sicher in vielen Fällen bei pflanzlichen Zellmembranen zu beobachten ist; ich erinnere nur an die Sprossung und das streng localisirte Spitzenwachsthum vieler niederen Gewächse.

Beweiskräftige Beobachtungen lassen sich nun aber zur Zeit für keine der obigen Annahmen anführen, und es muss somit erst weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, in dieser Beziehung die nöthigen Anhaltspunkte zu liefern.

Erwähnen will ich jedoch noch an dieser Stelle, dass nach den Untersuchungen von Krabbe die Gefässwand auch häufig in radialer Richtung zwischen die benachbarten Zellen hineinwachsen muss. Ebenso werden von dem genannten Autor auch die Bildung der Siebröhren, der Tracheïden, der Libriform- und Bastzellen, sowie verschiedene andere Differenzirungen auf gleitendes Wachsthum zurückgeführt. Die hierbei in Frage kommenden Erscheinungen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, sind nun zwar zum Theil nicht so leicht darzustellen, weil sie sich nicht in einer Ebene abspielen, beruhen aber im Wesentlichen stets auf denselben Principien.

II. Abschnitt.

Physiologie der Zelle.

Da ja der gesammte pflanzliche Organismus sich aus Zellen und Zellderivaten aufbaut, so ist es natürlich nicht möglich, eine Grenze zu ziehen zwischen der Pflanzenphysiologie und der Physiologie der Zelle, und es sollen denn auch im Folgenden, mehr nach willkürlicher Wahl, diejenigen Theile der Zellphysiologie eine vorwiegende Berücksichtigung finden, die nicht bereits in den Handbüchern der allgemeinen Pflanzenphysiologie eine umfassende Bearbeitung gefunden haben und bei denen es bereits gelungen ist, die beobachteten Erscheinungen auf das Wirken bestimmter Zellbestandtheile zurückzuführen.

Zum Verständniss der gesammten Zellmechanik ist nun aber vor allem eine genaue Kenntniss der physikalischen Eigenschaften der organisirten Substanzen nothwendig, und ich werde deshalb auch zunächst in einem Kapitel eine genaue Besprechung der Quellungserscheinungen sowie der sogenannten osmotischen Erscheinungen geben, wobei gleichzeitig auch die molecularphysikalische Erklärung derselben, wie sie namentlich von Naegeli und Pfeffer begründet wurde, auseinandergesetzt werden soll. Daran wird sich dann zunächst noch eine eingehende Besprechung der physikalischen Eigenschaften der Zellmembran und des Plasmakörpers schliessen.

Kapitel 1.

Theorie der Quellung und Osmose.

1. Wesen der Quellung.

Als quellungsfähig bezeichnet man einen Körper, der bei der Berührung mit Wasser unter gleichzeitiger Volumzunahme eine gewisse Menge davon, ohne diese chemisch zu binden, in sich aufnimmt, an trockene Luft gebracht dieselbe aber wieder abgiebt. Die Menge des aufgenommenen Wassers kann je nach der Substanz sehr verschieden gross sein, für jeden bestimmten Stoff lässt sich jedoch eine Grenze angeben, nach deren Erreichung keine weitere Wasseraufnahme mehr stattfindet. Das Verhältniss zwischen fester Substanz und Wasser in diesem Stadium, dem Quellungsmaximum, wird als Quellungscapacität bezeichnet.

Auf den ersten Blick hat nun die Quellung eine grosse Aehnlichkeit mit der Wasseraufnahme oder Imbibition eines porösen Körpers, wie Gyps, Thon oder dergl. Es besteht jedoch insofern ein principieller Unterschied zwischen beiden Processen, als bei dem letzteren das Wasser in Hohlräume eindringt, die schon vorher in dem betreffenden Körper vorhanden waren und aus denen das einströmende Wasser nur die eingeschlossene Luft zu verdrängen braucht, während bei der Quellung das Wasser sich erst durch Auseinanderdrängen der kleinsten Theilchen in der quellungsfähigen Substanz Raum schaffen muss. So ist denn auch die Quellung stets mit einer entsprechenden Volumzunahme verbunden, während das Volumen eines porösen Körpers bei der Wasseraufnahme natürlich unverändert bleibt. Ferner wird man bei einem porösen Körper bei genügender Vergrösserung stets ein System von Capillaren direct beobachten können, während gequollene Körper auch bei den stärksten Vergrösserungen unserer Mikroskope bekanntlich noch keine Spur eines solchen Capillarnetzes erkennen lassen. Dass ein solches mit Luft erfülltes Capillarnetz in den quellungsfähigen Körpern im ausgetrockneten Zustande derselben überhaupt nicht vorhanden sein kann, folgt aus dem Umstande, dass dieselben vollkommen durchsichtig sind, während sie doch, wenn Hohlräume vorhanden wären, ebenso wie der Hydrophan, ganz undurchsichtig sein müssten. Es muss bei der Quellung mithin eine viel innigere Mischung von Wasser und fester Substanz stattgefunden haben.

Man hat deshalb auch wohl den gequollenen Körper mit einem Krystallwasser enthaltenden Krystalle verglichen. Doch auch zwischen diesen bestehen ganz erhebliche Unterschiede. Vor Allem besteht in dem letztgenannten Körper doch stets ein ganz bestimmtes durch kleine ganze Zahlen ausdrückbares Verhältniss zwischen den Salz- und Wassermolekeln, während bei dem gequollenen Körper hiervon um so weniger die Rede sein kann, als die Quellungscapacität mit der Temperatur eine stetige Aenderung erfährt. Ferner besitzt aber das Quellungswasser eine zum Theil sehr leichte Verschiebbarkeit, während das Krystallwasser, wie sich aus der grossen Differenz in der Wärmeentwicklung bei der Lösung wasserhaltiger und wasserfreier Salze direct ergiebt, fester gebunden sein muss als selbst in Eis (cf. NAEGELI I, 130).

Dahingegen scheint es nun geboten, die Quellung als einen der Lösung analogen Process zu betrachten. Wie in einem gequollenen Körper Bewegungen des eingeschlossenen Wassers leicht möglich sind, so können sich in einer Salzlösung die Salzmolekeln den Diffusionsgesetzen folgend, fortbewegen. In beiden Fällen wird ferner, die Homogenität der Substanzen vorausgesetzt, ein Gleichgewichtszustand nicht eher erreicht, bis die Vertheilung von Wasser und fester Substanz in allen Theilen dieselbe ist. Während jedoch eine Salzlösung stets den flüssigen Aggregatzustand besitzt, zeigen die gequollenen Substanzen im allgemeinen die Eigenschaften fester Körper und können sogar, wie wir noch sehen werden, auch im Quellungsmaximum eine sehr hohe Festigkeit besitzen. Doch giebt es auf der anderen Seite auch Körper, wie die verschleimten Cellulosemodificationen, die mit der Quellung sich in ihren Eigenschaften immer mehr den Flüssigkeiten nähern.

Ja es kann sogar bei ein und derselben Substanz ein ganz allmählicher Uebergang zwischen Quellung und Lösung stattfinden. So nimmt ein Stück *Gummi arabicum*, in feuchte Luft gebracht, Wasser auf und verliert immer mehr von seiner Sprödigkeit, behält aber zunächst noch immer seine selbständige Gestalt und wird also mit vollem Rechte als ein gequollener Körper angesehen. Erst bei der Berührung mit grösseren Wassermassen verliert dasselbe seine selbständige Gestalt und geht vollständig in Lösung über. Aehnlich verhält sich auch die Gelatine, nur ist diese im kalten Wasser nur äusserst wenig löslich, quillt aber stark darin auf, sodass man, wenn man einen Gelatinestreifen in kaltes Wasser bringt, die Grenze zwischen der gequollenen Masse und dem überstehenden Wasser stets vollkommen scharf erkennen kann, besonders wenn man den Streifen durch geeignete Farbstoffe, wie z. B. Eosin oder Methylenblau, gefärbt hat. Erwärmt man nun langsam, so sieht man den Gelatinestreifen immer mehr an Volumen zunehmen. Erst bei 35° verschwindet aber die scharfe Grenze zwischen der gequollenen Masse und der Lösung und diese rundet sich ab, soweit sie noch nicht in Lösung übergegangen ist, verhält sich also ganz wie eine Flüssigkeit. Man sieht übrigens namentlich beim Schütteln alsbald die ganze Gelatinemasse in Lösung übergehen.

Wir müssen somit Quellung und Lösung als 2 vollkommen analoge Processe ansehen, die sogar durch Uebergänge verknüpft sind. Als das Unterscheidende zwischen denselben muss aber gelten, dass bei der Quellung der feste Körper das Wasser in sich aufnimmt und in diesem Falle durch die Vereinigung des festen Körpers und des Wassers ein Körper entsteht, der ebenfalls im Allgemeinen den festen Aggregatzustand besitzt, während bei der Lösung die kleinsten Theilchen des festen Körpers sich in der Flüssigkeit vertheilen und somit eine Masse mit flüssigem Aggregatzustande resultirt. Wie aber das Wasser von den meisten Salzen nur eine beschränkte Menge zu lösen vermag, so sind auch die quellungsfähigen Körper im Allgemeinen nur einer begrenzten Wasseraufnahme fähig. Ist diese Wasseraufnahme dagegen eine unbegrenzte, wie bei dem Gummi arabicum, so findet eben ein Uebergang von der Quellung zur Lösung statt.¹)

---

¹) Es sei bemerkt, dass verschiedene Autoren, wie namentlich NAEGELI, Körper mit begrenzter Quellungsfähigkeit »organisirt« nennen, ein Ausdruck, der jedoch von anderen Autoren zur Bezeichnung einer specifisch dem lebenden Organismus zukommenden und physika-

Endlich hat aber die Quellung auch eine gewisse, allerdings mehr äusserliche Aehnlichkeit mit der Ausdehnung der Krystalle durch die Wärme. Wie nämlich diese nur bei den regulären Krystallen in allen Richtungen eine gleiche ist, bei den übrigen aber mit der Richtung sich ändert, so kann auch die Volumzunahme bei der Quellung in verschiedenen Richtungen eine sehr verschiedene sein. Dieselbe kann gleichzeitig in der einen Richtung ein Minimum ausmachen, ja selbst in Contraction übergehen und in einer anderen Richtung das Mehrfache der früheren Länge betragen. Eine aus der Substanz herausgeschnittene Kugel wird auf diese Weise also im Allgemeinen in ein Rotationsellipsoid oder ein dreiachsiges Ellipsoid übergehen. Man bezeichnet mit Rücksicht hierauf die Richtungen der grössten und der geringsten Quellungsfähigkeit, die, wie wir noch sehen werden, im Allgemeinen mit morphologisch definirbaren Richtungen zusammenfallen, als Quellungsachsen.

2. Micellartheorie.

Zur molekularphysikalischen Erklärung der Quellungserscheinungen und einiger verwandter Phaenomene hat Naegeli eine Theorie aufgestellt und in höchst scharfsinniger Weise begründet, nach der in den quellungsfähigen Körpern die chemischen Molekeln noch zu Massentheilchen höherer Ordnung, zu Molecülverbindungen, zusammentreten; und zwar unterscheidet Naegeli (I, 121), neuerdings drei verschiedene Arten von Molecülverbindungen: Findet die Vereinigung der Molekeln nach bestimmten Verhältnissen statt, wie z. B. in den mit Krystallwasser krystallisirenden Salzen, so nennt er dieselben Pleone (von τὸ πλέον, die Mehrzahl). Dem gegenüber stehen die Micellen (Diminutiv von *mica*, Krume). Dieselben können entweder durch Vereinigung von Pleonen oder direkt durch Zusammenlagerung von Molekeln gebildet werden. Diese stehen aber in den Micellen nicht mehr in einem constanten Verhältniss, vielmehr sind die Micellen wachsthumsfähig wie Krystalle und theilungsfähig, ohne ihre specifischen Eigenschaften zu verlieren. Durch Vereinigung der Micellen zu wieder grösseren Complexen sollen nach Naegeli endlich auch Micellverbände entstehen können.

Aus Micellen oder Micellverbänden bauen sich nun nach der Naegeli'schen Theorie, die auch den folgenden Betrachtungen zu Grunde gelegt werden soll, alle quellungsfähigen Körper auf.

Bemerken will ich jedoch noch an dieser Stelle, dass Pfeffer, fast gleichzeitig mit der Einführung des Wortes Micell, für Molecülverbindung im Allgemeinen den Ausdruck Tagma (von τὸ τάγμα der durch Gesetz geordnete Haufen) vorgeschlagen hat, der auch bereits von verschiedenen Autoren angewandt wurde.

Während nun die Micellen eines quellungsfähigen Körpers im vollständig wasserfreien Zustande desselben einander bis zur Berührung genähert sind, werden sie bei der Quellung auseinandergedrängt und umgeben sich mit Wasserhüllen, deren Dicke im Verlauf der Quellung immer mehr zunimmt, bis dieselben im Quellungsmaximum ihre grösstmögliche Mächtigkeit erlangt haben.

Es macht diese Auffassung der Quellung zunächst die Annahme nothwendig, dass die Anziehungskräfte zwischen Micellen und Wassermolekeln die zwischen den Micellen untereinander herrschenden Adhäsionskräfte überwiegen; denn nur dann können sich überhaupt Wassermolekeln zwischen die Micellen einschieben.

---

lisch nicht definirbaren Structur angewandt wird. Da derselbe in beiden Fällen entbehrlich, habe ich ihn, um Missverständnissen vorzubeugen, ganz vermieden (cf. Pfeffer I, 152 und Strasburger I, 218).

Ferner müssen aber mit der Entfernung der Micellen von einander schliesslich die Anziehungskräfte der Micellen zu einander die Anziehungskräfte der Micellen zum Wasser überwiegen, denn nur so ist es erklärlich, dass nach Erreichung des Quellungsmaximums keine weitere Wasseraufnahme mehr stattfindet. Beides wird nun nach der NAEGELI'schen Theorie dadurch erreicht, dass die zwischen den Micellen und den Wassermolekeln herrschenden Anziehungskräfte mit der Entfernung schneller abnehmen oder einer höheren Potenz der Entfernung umgekehrt proportional sind, als die Anziehungskräfte der Micellen untereinander. Das Quellungsmaximum bezeichnet dann dasjenige Stadium, in dem die Anziehungskräfte der Micellen zu einander den zwischen den Wassermolekeln und Micellen herrschenden Anziehungskräften gleich geworden sind.

Tritt nun ein gequollener Körper mit Luft in Berührung, so werden von seiner Oberfläche, ebenso wie von einer freien Wasseroberfläche in Folge der Wärmeschwingungen Wassermolekeln in den Luftraum hinausgeschleudert. Durch den Wasserverlust an der Oberfläche wird ferner eine Bewegung der Wassermolekeln aus dem Inneren nach der Oberfläche hin erzeugt, und es kann ein Gleichgewichtszustand natürlich nicht eher eintreten, bis einerseits die Dicke der Wasserhüllen in der ganzen Masse dieselbe ist und andererseits dem Körper aus der Wasserdampf enthaltenden Atmosphäre in der Zeiteinheit ebensoviel Wassermolekeln zugeführt werden, wie in diese hinaustreten. Wenn nun auch wohl als sicher anzunehmen ist, dass dieser Zustand, ähnlich wie bei Salzlösungen, bei einer geringeren Dampfspannung erreicht werden muss, wie bei einer freien Wasseroberfläche, so lassen sich doch bei dem gänzlichen Mangel von experimentellen Untersuchungen in dieser Hinsicht genauere Angaben hierüber nicht machen.

Für die bereits erwähnte Thatsache, dass die Ausdehnung bei der Quellung in verschiedenen Richtungen ungleich ist, erhalten wir nun unter Zugrundelegung der Micellartheorie ebenfalls eine Erklärung, wenn wir annehmen, dass die Dimensionen der Micellen in den verschiedenen Richtungen ungleich gross sind und dass dieselben eine regelmässige Anordnung in den betreffenden Substanzen besitzen. Es leuchtet ein, dass bei gleichmässiger Dicke der Wasserhüllen in diesem Falle parallel der längsten Achse der Micellen die Ausdehnung eine geringere sein muss, als parallel der kleineren Achse, da ja in die Richtung der ersteren eine viel geringere Anzahl von Wasserhüllen fällt.

Die ungleiche Grösse der Quellungscapacität bei gleicher chemischer Zusammensetzung wird endlich dadurch erklärt, dass in dem Körper mit grösserer Quellungscapacität die Micellen kleiner sind, sodass also in diesem Falle die Zahl der Wasserhüllen natürlich für eine gleiche Masse grösser ist, als in dem anderen Körper mit grösseren Micellen.

3. Kraftentwicklung bei der Quellung.

Da wir die Quellung als einen der Lösung analogen Vorgang ansahen, kann es uns natürlich nicht wundern, dass bei derselben grosse Kräfte zur Entwicklung gelangen. So ist es ja denn auch in der That bekannt, dass quellende Samen einen grossen Druck zu erzeugen im Stande sind und z. B. Schädel aus einander zu sprengen vermögen. Eine direkte Messung dieser Kraft wurde jedoch bislang nur in einem Falle von REINKE (I, 49) ausgeführt, derselbe zeigte, dass lufttrockene *Laminarien*-Stücke selbst bei einer Belastung von 41,2 Atmosphären noch 16% Wasser aufzunehmen vermögen. Es können aber bei der Quellung jedenfalls noch viel bedeutendere Druckkräfte zur Entwicklung gelangen, wie aus der bedeutenden Wärmeentwicklung hervorgeht, die gerade in den ersten Stadien der Quellung und namentlich beim Uebergange aus dem bei 100° getrockneten Zustande in den lufttrockenen Zustand stattfindet. So hat NAEGELI (I, 133) gezeigt, dass Weizenstärke die bei 80—90° getrocknet war, sich bei der Aufnahme einer gleichen Gewichtsmenge Wassers um 11,6° C. erwärmte, während bei lufttrockener Stärke, die auf 100 Grm. Stärke 15,1 Grm. Wasser enthielt, auf Zusatz weiterer 84,9 Grm. Wasser nur eine Temperaturerhöhung von 2,7° eintrat. Mithin kommt auf die zuerst aufgenommenen 15,1 Grm. Wasser eine Temperaturerhöhung von 11,6—2,7 = 8,9° C.

Da nun ähnliche Verhältnisse sich höchst wahrscheinlich bei der *Laminaria* herausstellen dürften — REINKE (I, 80) konnte eine Temperaturerhöhung von 1° C. bei der Quellung der lufttrockenen Masse constatiren —, so ist wohl die Annahme berechtigt, dass auch hier die zuerst eintretenden Wassermolekeln eine ganz bedeutend grössere Kraft zu entwickeln im Stande sind, als 41 Atmosphären, was uns ja mit Rücksicht auf die Grösse der übrigen Molekularkräfte nicht wundern kann.

Diese enormen Kräfte müssen natürlich auch eine Compression des Quellungswassers bewirken, die namentlich die Wassermolekeln in der unmittelbaren Umgebung der Micellen treffen muss, da diese ja nach obigem am stärksten angezogen werden. So konnte denn auch REINKE (I, 65) in der That constatiren, dass bei Stücken von *Laminaria* das eintretende Wasser um ca. 0,2 % comprimirt ist, was einem Drucke von 40 Atmosphären entspricht. Für die Grösse der Contraction kann natürlich auch die Wärmebildung bei der Quellung gewisse Anhaltspunkte liefern; doch kann dieselbe keineswegs direkt zur Berechnung der Contraction benutzt werden. Denn die zur Ermöglichung der Quellung nothwendige Entfernung der Micellen und die Vermehrung ihrer Beweglichkeit muss nothwendig mit einer Wärmeabsorption verbunden sein, während die Verminderung der Beweglichkeit der Wassermolekeln allein als wärmeerzeugender Process in Frage kommt (cf. NAEGELI I, 134). Die wirklich eintretende und messbare Temperaturveränderung ist nun offenbar nur die Resultante dieser antagonistischen Processe. Immerhin kann die bei der Quellung eintretende Temperaturerhöhung zur Bestimmung des Minimums der Contraction benutzt werden, und wir sind somit zu der Annahme berechtigt, dass namentlich die zuerst aufgenommenen Wassermolekeln mit sehr grosser Kraft von den Micellen angezogen werden müssen.

4. Filtration durch quellungsfähige Körper.

Mit der Stärke der Anziehungskraft, die die Micellen auf die Wassermolekeln ausüben, muss nun natürlich auch die Beweglichkeit derselben abnehmen und die durch äusseren Druck bewirkte Bewegung durch die Micellarinterstitien quellungsfähiger Körper, die auch wohl als Filtration bezeichnet wird, verlangsamt werden. So ist denn auch der Bewegungswiderstand in quellungsfähigen Körpern (Filtrationswiderstand) im Allgemeinen wohl bedeutend grösser, als die Reibungswiderstände in feinen Capillarröhren oder porösen Körpern. So constatirte PFEFFER (I, 60) mit Hilfe eines alsbald noch näher zu beschreibenden Apparates, dass bei einem Druck von 100 Centim. Quecksilber durch eine Thonzelle 950—1300 Ccm. Wasser im Verlaufe einer Stunde hindurchgepresst wurden, während durch eine dieser Thonzelle aufgelagerte quellungsfähige Membran von Ferrocyankupfer in derselben Zeit und bei gleichem Druck stets weniger als

0,04 Centim. hindurchtraten. Ferner geht aus einer anderen Versuchsreihe desselben Autors (cf. Pfeffer I, 71 und 108), in der ebenfalls Filtration durch eine Ferrocyankupfermembran stattfand, hervor, dass die Menge der durchfiltrirten Flüssigkeit innerhalb der Grenzen von 38 und 210 Centim. Quecksilber der Grösse des Druckes proportional ist, wenigstens lagen die Abweichungen innerhalb der unvermeidlichen Versuchsfehler.

Ueber den Filtrationswiderstand der Zellmembranen und der Plasmamembranen lassen sich zur Zeit keine genaueren Angaben machen, da es bisher nicht gelungen ist, eine vorwurfsfreie Untersuchungsmethode ausfindig zu machen, bei der nachweislich die Wanderung des Wassers in der unveränderten Membran und nicht in den Poren derselben stattfindet.

5. Aufnahme von Lösungen.

Ebenso wie das Wasser können nun ferner auch im Wasser gelöste Stoffe und auch andere Flüssigkeiten von den quellungsfähigen Körpern aufgenommen werden. Ob eine solche Aufnahme stattfindet oder nicht, wird lediglich von der Grösse der Molecularkräfte abhängen, die zwischen den Micellen der quellungsfähigen Substanz und den Molekeln des Wassers und des im Wasser gelösten Stoffes, der im Folgenden der Kürze des Ausdrucks halber einfach als Salz bezeichnet werden soll, herrschen. Offenbar wirken in dieser Beziehung den Anziehungskräften der Micellen zu den Salzmolekeln die Anziehungskräfte der Micellen zu den Wassermolekeln und die der letzteren zu den Salzmolekeln entgegen. Da nun die Resultante dieser Kräfte in verschiedener Entfernung von den Micellen im Allgemeinen verschiedene Werthe besitzen wird, so muss auch die Vertheilung der Salz- und Wassermolekeln in verschiedenen Abständen von den Micellen eine verschiedene sein.

Es sind nun in dieser Beziehung namentlich folgende Fälle zu unterscheiden, die für das osmotische Verhalten der betreffenden Substanz, wie wir noch sehen werden, von grösster Wichtigkeit sind: Entweder wird überhaupt kein Salz von dem quellungsfähigen Körper aufgenommen, oder eine verdünntere oder eine gleich concentrirte oder endlich eine concentrirtere Lösung desselben. In den 3 letzteren Fällen können wir natürlich durch direkte Beobachtung über die Vertheilung der Salzmolekeln in den Wasserhüllen der Micellen keinen Aufschluss erlangen. Es ist jedoch wohl anzunehmen, dass bei Aufnahme einer verdünnteren Lösung, in der unmittelbaren Umgebung der Micellen reines Wasser oder jedenfalls sehr verdünnte Lösung sich befindet, und dass mit der Entfernung von diesen die Concentration der Lösung immer mehr zunimmt. Ebenso ist es nicht ausgeschlossen, dass bei der Aufnahme einer concentrirteren Lösung die Micellen gleichsam mit einem Panzer von Salzmolekeln umgeben sind und dass erst an diesen eine mit der Entfernung an Concentration abnehmende Lösung grenzt.

Was nun die in dieser Hinsicht vorliegenden Untersuchungen anlangt, so fehlen uns für pflanzliche Substanzen allerdings genaue quantitative Bestimmungen noch gänzlich. Doch lässt sich auch jetzt schon mit Sicherheit behaupten, dass sowohl die Aufnahme einer concentrirteren als auch die einer verdünnteren Lösung thatsächlich stattfindet. Das erstere wurde von Naegeli constatirt, der, als er in ein und dieselbe Menge Kalilauge zu verschiedenen Zeiten Stärkekörner eintrug, eine stetige Abnahme der Quellungserscheinungen nachweisen konnte, offenbar weil eine allmähliche Verdünnung der Lösung durch die quellenden Stärkekörner bewirkt wurde. Auf der anderen Seite beobachete Reinke, wie sich aus einer concentrirten Lösung von Glaubersalz Krystalle ausschieden als trockene gehäutete Erbsen in dieselbe gebracht wurden. Ebenso verhält sich auch der Alkohol, denn als Reinke trockene Erbsen längere Zeit lang in 50% Alkohol belassen hatte, war die Concentration der überstehenden Flüssigkeit so sehr erhöht, dass keine Quellung mehr in derselben stattfand.

Ferner beruhen aber auch die in der heutigen mikroskopischen Technik zu so grosser Bedeutung gelangten Tinctionsmethoden sicher zum grössten Theile darauf, dass die verschiedenen quellungsfähigen Substanzen des Thier- und Pflanzenkörpers die betreffenden Farbstoffe in verschiedener Menge in sich aufnehmen.

Durch die in Wasser gelösten Stoffe kann nun ferner eine Aenderung der Quellungscapacität bewirkt werden. Es werden zunächst Stoffe, die gar nicht von der quellenden Substanz aufgenommen werden, diesem vermöge ihrer Wasser anziehenden Kraft Wasser zu entziehen suchen. In gleicher Weise werden aber auch solche Stoffe, die in geringerer Menge aufgenommen werden, als sie in der umgebenden Lösung enthalten sind, eine Veränderung der Quellungscapacität bewirken, wie denn auch in der That Alkohol, Glycerin und concentrirte Salzlösungen der im Wasser gequollenen Zellmembran Wasser zu entziehen vermögen. Im entgegengesetzten Sinne müssen nun im Allgemeinen die in concentrirterer Lösung aufgenommenen Stoffe wirken, wenn sie selbst eine starke Anziehung zum Wasser besitzen. In dieser Weise dürfte die stärkere Quellung der Stärkekörner und Zellmembranen in verdünnten Alkalien und Säuren, soweit sie durch nachheriges Auswaschen wieder rückgängig gemacht werden kann, ihre Erklärung finden. Bei der starken Quellung in concentrirten Alkalien und Säuren, die auch nach Uebertragung in reines Wasser erhalten bleibt, scheint es geboten mit Naegeli eine Zertrümmerung der Micellen oder auch vielleicht zunächst nur der Micellverbände anzunehmen.

Endlich kann aber auch die Einlagerung solcher Substanzen, die von Wasser nicht benetzt werden, eine Herabdrückung der Quellungscapacität bewirken; so nimmt man ja in der That an, dass die geringe Quellungsfähigkeit der Cuticula und der verkorkten Membranen auf Einlagerung eines Fettes beruht.

6. Theorie der osmotischen Erscheinungen.

Wenn ein gequollener Körper zwei verschiedene Salzlösungen oder Lösungen von verschiedener Concentration von einander trennt, so werden durch denselben Bewegungen der Salz- und Wassermolekeln stattfinden, die als diosmotische oder auch kürzer als osmotische Strömungen bezeichnet werden. Da alle Stoffwanderungen von Zelle zu Zelle wesentlich durch osmotische Strömungen bewirkt werden, so wollen wir auf die Theorie dieser Erscheinung, wie sie namentlich durch Pfeffer begründet ist, etwas näher eingehen.

Wir haben nun zunächst 3 Wege zu unterscheiden auf denen Wasser und darin gelöste Stoffe eine quellungsfähige Membran zu durchdringen vermögen.

Zunächst wäre es denkbar und ist auch in der That von Pfeffer als möglich hingestellt, dass eine Bewegung durch die Micellen selbst stattfände (diatagmatische Osmose nach Pfeffer). Naegeli (I, 132) führt jedoch verschiedene Gründe an, die es wahrscheinlich machen, dass das in den Micellen enthaltene Wasser in diesen ebenso, wie das Krystallwasser in den Krystallen, sehr fest gebunden ist und dass eine Wanderung durch die Micellen nicht stattfinden kann. Da nun ferner alle osmotischen Erscheinungen ohne die Annahme einer Wanderung durch die Micellen hindurch erklärt werden können, scheint es mir nicht geboten, auf diesen Punkt näher einzugehen.

Nehmen wir also an, dass nur eine Bewegung um die Micellen herum stattfindet, so wird sich die Osmose sehr verschieden abspielen, je nachdem in der betreffenden Membran Canäle vorhanden sind, in denen die Salzmolekeln dieselbe zu durchwandern vermögen, ohne jemals in das Bereich der von den Micellen auf dieselben ausgeübten Molekularkräfte zu gelangen, oder ob nur eine Bewegung innerhalb der molecularen Wirkungssphären der Micellen möglich ist. Pfeffer (I, 41) unterscheidet hiernach zwischen »capillarer« und »molecularer Osmose«.

Was nun zunächst die erstere anlangt, so findet dieselbe in gleicher Weise statt, wie die Diffusion oder die Bewegung von Salzmolekeln ohne Anwesenheit einer trennenden Membran. Es findet hier ein Austausch von Salz- und Wassermolekeln statt, ohne dass aber auf irgend einer Seite eine Volumzunahme stattfände. Eine solche capillare Osmose findet nun in den meist zu osmotischen Versuchen benutzten thierischen Membranen jedenfalls gleichzeitig mit molecularer Osmose statt, sie ist aber bei den Niederschlagsmembranen von Ferrocyankupfer etc. und bei der Plasmamembran, dem osmotisch wichtigsten Theile der lebenden Pflanzenzelle, ausgeschlossen.

Bei dieser ist nur molekulare Osmose möglich, die auch allein im Stande ist, eine einseitige Bewegung und, wenn die eine Lösung in einem begrenzten Raume sich befindet, Druckkräfte hervorzubringen. Betrachten wir nun zunächst die Osmose durch eine Membran, die auf ihrer einen Seite mit reinem Wasser, auf der anderen mit einer Salzlösung gefüllt ist und nehmen ferner an, dass in irgend welcher Weise eine Drucksteigerung durch die osmotischen Strömungen verhindert wird. Wir haben dann den obigen Erörterungen über Aufnahme gelöster Stoffe durch quellungsfähige Körper gemäss (cf. p. 666) 4 verschiedene Fälle zu unterscheiden: Wenn zunächst die Salzmolekeln gar nicht in die Membran eindringen, so wird an der Grenze zwischen Membran und Salzlösung eine Zone (Diffusionszone nach Pfeffer) entstehen, in der der Uebergang von dem unter der Wirkung der Micellen stehenden Wasser zur Salzlösung stattfindet. Hier wird die Letztere in Folge der wasseranziehenden Kraft der Salzmolekeln fortwährend Wasser an sich ziehen, das durch einen Zustrom aus der Membran und der auf der anderen Seite derselben befindlichen Flüssigkeit fortwährend ersetzt wird. Es muss so also ein constanter Wasserstrom durch die Membran hindurch nach der Salzlösung hin stattfinden, der so lange andauert, bis die Salzlösung so verdünnt geworden ist, dass die wasseranziehende Kraft derselben den Filtrationswiderstand der Membran nicht mehr zu überwinden vermag.

Nimmt nun aber die betreffende Membran Salzlösung zwar auf, aber in geringerer Concentration, als die der angrenzenden Lösung, so können wir zunächst einmal annehmen, dass die Concentration der Lösung innerhalb der ganzen Ausdehnung der Micellarinterstitien dieselbe wäre. Es wird sich dann offenbar zwischen der Membran und der Lösung eine Diffusionszone bilden, in der die concentrirte Lösung in die verdünntere übergeht und dieser wie in dem soeben besprochenen Falle Wasser zu entziehen sucht. Es wird so wiederum ein Wasserstrom nach der Salzlösung hin erzeugt, der um so stärker sein muss, je grösser der Concentrationsunterschied in der Diffusionszone ist.

In Wirklichkeit wird sich die Bewegung nun allerdings viel complicirter gestalten, da wohl im Allgemeinen die Micellen zunächst von reinem Wasser oder sehr verdünnter Lösung umgeben sein werden und in der Mitte zwischen zwei Micellen die Concentration der Lösung eine bedeutend grössere, vielleicht der Concentration der der Membran angrenzenden Lösung gleich sein wird. Es wird dann jedes Micell von einer Diffusionszone umgeben sein und in der Umgebung der Micellen eine vorwiegende Wasserströmung nach der Lösung hin eintreten, während in der Mitte der intermicellaren Canäle um so mehr ein einfacher Austausch von Wasser und Salzmolekeln nach den Diffusionsgesetzen stattfindet, je höher die Concentration der Lösung in derselben ist.

In dem dritten der pag. 666 aufgeführten Fälle, wo die Lösung von dem quellenden Körper in gleicher Concentration aufgenommen wird, wo die Micellen also gar keinen verändernden Einfluss auf die Concentration der Lösung ausüben, wird offenbar eine Diffusionszone in dem vorhin gekennzeichneten Sinne überhaupt nicht zu Stande kommen, es wird ein Austausch von Salz und Wasser einfach nach den Diffusionsgesetzen stattfinden, ebenso als wenn die trennende Membran nicht vorhanden wäre.

In dem letzten Falle endlich, wo eine concentrirtere Lösung aufgenommen wird, muss ganz entsprechend dem zweiten Falle in der unmittelbaren Umgebung der Micellen eine überwiegende Wanderung von Salzmolekeln stattfinden, während der Stoffaustausch mit der Entfernung von den Micellen immer mehr der gewöhnlichen Diffusion sich nähert.

7. Osmose unter Druck.

Ein für das Verständniss der Mechanik der Pflanzenzelle wichtiger Fall ist nun der, dass die quellungsfähige Membran die osmotisch wirksame Lösung vollständig umschliesst und auch im imbibirten Zustande eine grosse Festigkeit besitzt. Es wird dann mit der Volumzunahme derselben ein Druck auf die Membran ausgeübt, dem die elastische Spannung der letzteren entgegenwirkt. Offenbar wird dann ferner durch die Spannung der Membran eine nach aussen gerichtete Filtrationsströmung veranlasst und die maximale Druckhöhe wird erreicht sein, wenn der nach aussen gerichtete Filtrationsstrom dem durch die osmotische Wirkung der Lösung erzeugten Einstrome gleich geworden ist.

Für den uns namentlich interessirenden Fall, bei dem kein Durchtritt des osmotisch wirksamen Stoffes stattfindet, müssen nun offenbar beide Strömungen in denselben Bahnen stattfinden und, da sie mithin auch gleiche Widerstände zu überwinden haben, so muss, wenn die Gleichheit der nach aussen und nach innen gerichteten Strömungen oder die Maximaldruckhöhe erreicht ist, auch die Spannung der Zellmembranen der osmotischen Kraft der Lösung gleich geworden sein. Es leuchtet ferner ein, dass in diesem Falle der Maximaldruck auch unabhängig ist von der Beschaffenheit der Membran und für ein und dieselbe Lösung in verschiedenen Membranen dieselbe sein muss. Es wird eben bei einer Membran mit grösserem Filtrationswiderstand die Druckhöhe viel langsamer wachsen, es wird aber auch hier ein Gleichgewichtszustand nicht eher eintreten, als bis die Spannung der Membran der wasseranziehenden Kraft der Lösung gleich geworden ist.

Treten nun mit ein und derselben Membran verschiedene Lösungen in Berührung, so kann natürlich für diese die osmotische Wirksamkeit derselben eine sehr verschiedene sein. Es ist aber keineswegs gestattet, aus der grösseren oder geringeren Permeabilität einen Schluss auf die relative Grösse der Salzmolekeln zu ziehen, denn die die Grösse der Permeabilität bedingende Gestalt und

Constitution der Diffusionszone ist nicht von der Grösse der Salzmolekeln, sondern von den zwischen Micellen, Salz- und Wassermolekeln obwaltenden Molekularkräften abhängig. Es ist aber sehr wohl möglich, dass ein Körper mit kleinen Molekeln von einer Membran gar nicht aufgenommen wird, die ein anderer mit bedeutend grösseren Molekeln leicht durchwandert.

Für die Mechanik der Zelle ist nun wieder der Fall von besonderem Interesse, dass eine Membran in Gestalt eines geschlossenen Schlauches die eine Lösung vollkommen umschliesst, während sich ausserhalb derselben eine andere Lösung befindet. Offenbar werden dann beide Lösungen Wasser an sich ziehen. Ist nun zunächst die wasseranziehende Kraft der inneren Lösung grösser, so muss ein Wasserstrom nach dieser gerichtet sein. Dadurch wird dann die Membran ausgedehnt und ein Filtrationsdruck erzeugt, der ebenso, wie die wasseranziehende Kraft der äusseren Lösung, der inneren Lösung das Wasser zu entziehen sucht. Es wird nun offenbar ein Gleichgewichtszustand eintreten, wenn die Summe aus der wasseranziehenden Kraft der äusseren Lösung und der Spannung der Zellmembran der wasseranziehenden Kraft der inneren Lösung gleich geworden ist. Die Spannung der Zellmembran in diesem Stadium wird also direct die Differenz zwischen der wasseranziehenden Kraft der inneren und der äusseren Lösung angeben.

Besitzt nun aber die trennende Membran die Fähigkeit, einem Drucke sofort durch entsprechendes Wachsthum nachzugeben, ohne dass dabei eine Spannung einträte, so wird die Ausdehnung derselben offenbar so lange fortdauern müssen, bis die innere Lösung durch Wasseraufnahme so sehr verdünnt ist, dass die wasseranziehende Kraft der inneren und der äusseren Lösung gleich geworden ist. Kennen wir nun die Concentration dieser Lösungen, die von DE VRIES als isotonisch (von ἴσος gleich und τόνος Spannung) bezeichnet werden, so kann man die relative Grösse der wasseranziehenden Kraft verschiedener Stoffe auf diese Weise berechnen. Wir werden später sehen, wie die Pflanzenzelle selbst dem genannten Forscher ein Mittel geboten hat, um derartige Berechnungen mit grosser Genauigkeit auszuführen.

8. Experimentelles über Osmose.

Während man nun früher vorwiegend mit thierischen Häuten oder Pergamentpapier, die jedenfalls auch im hohen Grade capillare Osmose gestatten, osmotische Untersuchungen anstellte, wurde zuerst von TRAUBE (I) auf das eigenthümliche Verhalten der Niederschlagsmembranen aufmerksam gemacht. Eine solche Niederschlagsmembran entsteht z. B., wenn man einen Krystall von gelbem Blutlaugensalz in eine mässig verdünnte Lösung von Kupfervitriol bringt. Dieselbe besteht in diesem Falle natürlich aus Ferrocyankupfer und umgiebt zunächst den Krystall als braune Hülle, und, da sie sowohl für Kupfervitriol als auch für Ferrocyankalium, die beiden »Membranogene«, so gut wie impermeabel ist, trennt sie diese scharf von einander. Als quellungsfähiger Körper ist diese Membran jedoch durchlässig für Wasser und die stärker wasseranziehende Kraft der den Krystall umgebenden concentrirten Lösung von Ferrocyankalium bewirkt einen Wasserstrom in das Innere des von der Niederschlagsmembran umschlossenen Raumes. Dadurch wird nun diese aber alsbald gesprengt; die durch die Oeffnung heraustretende Flüssigkeit umgiebt sich jedoch sofort mit einer neuen Niederschlagsmembran; diese Membran wird dann alsbald an einer Stelle wieder zersprengt und erhält abermals einen neuen Auswuchs, und es muss sich dieser Process so lange wiederholen, bis endlich innerhalb und ausserhalb der Zelle gleicher Druck herrscht.

Da nun die durch diese Niederschlagsmembranen gebildeten blasenartigen Körper mit den thierischen und pflanzlichen Zellen in mancher Beziehung eine gewisse Aehnlichkeit haben, so wurden sie von Traube als anorganische Zellen bezeichnet; von anderen Autoren wurde auch häufig der Ausdruck künstliche Zellen für dieselben angewandt.

Solche anorganischen Zellen kann man übrigens durch sehr verschiedenartige Substanzen erhalten; sehr zweckmässig ist z. B. auch das von Traube (I, 58) vorgeschlagene Recept, nach dem ein Tropfen aus 5 Thln. flüssigem Leim (β-Leim), 1 Thl. Gelatine, 5 Thln. Rohrzucker und einer Spur Kupfersulfat in eine concentrirte Lösung von Gerbsäure eingetragen wird. Die Niederschlagsmembran besteht in diesem Falle natürlich aus gerbsaurem Leim und gerbsaurem Kupfer, von denen letzteres die Festigkeit der Membran erhöht, während der Rohrzucker nur zur Beschleunigung des Wachsthums der Zelle dient; um die Zelle endlich besser sichtbar zu machen, kann man auch noch durch Zusatz von etwas Eosin eine Rothfärbung derselben bewirken.

Die Gerbsäure-Leim-Zellen sind auch dadurch besonders interessant, dass sie sicher durch Intussusception wachsen; dasselbe gilt übrigens, wie von Reinke (V) gezeigt wurde, von den anorganischen Zellen, die durch Eintragen von Krystallen von Kupfersulfat oder Kobaltchlorid in verdünnter Wasserglaslösung erzeugt werden.

An dieser Stelle ist nun namentlich hervorzuheben, dass die Niederschlagsmembranen sich den meisten thierischen Häuten gegenüber durch hohe Impermeabilität auszeichnen; sind sie doch für die Membranogene, die durch jene sich mit Leichtigkeit zu bewegen vermögen, nur in ganz geringem Grade permeabel. Da die Niederschlagsmembranen jedoch viel zu fein sind, um irgendwie erhebliche Druckkräfte auszuhalten, konnten dieselben natürlich nicht direct zu osmotischen Versuchen verwandt werden.

Es ist nun das Verdienst Pfeffer's, eine höchst sinnreiche Methode erdacht zu haben, welche es möglich macht, mit Hilfe eben dieser Niederschlagsmembranen Druckkräfte von mehreren Atmosphären hervorzubringen. Er erreichte dies dadurch, dass er die Niederschlagsmembranen einer festen, aber leicht permeablen Masse ein- oder auflagerte, und zwar erwiesen sich hierzu als sehr brauchbar die Thoncylinder, die bei galvanischen Batterien Verwendung finden. Dieselben wurden, nachdem in ihrem Inneren die Niederschlagsmembran (meist von Ferrocyankupfer) erzeugt war, mit der auf ihr osmotisches Verhalten zu prüfenden Lösung gefüllt und dann am oberen Ende mit einem geeigneten Manometer in Verbindung gebracht, das zugleich einen luftdichten Abschluss bewirkte.

Pfeffer konnte nun mit Hilfe dieses Apparates constatiren, dass in der That durch osmotische Strömungen sehr hohe Druckkräfte hervorgebracht werden können. Und zwar gelang es ihm nachzuweisen, dass nicht nur die Colloide[1]) im Stande sind, hohe osmotische Druckkräfte hervorzubringen, dass vielmehr die Lösungen krystallinischer Substanzen hierzu noch in viel höherem Grade befähigt sind. Es musste dies früheren Forschern eben deswegen entgehen, weil die von ihnen benutzten Membranen für die genannten Körper viel zu leicht durchlässig sind, während durch die Ferrocyankupfermembran, wie PFEFFER gezeigt hat, von den untersuchten Salzen nur ganz minimale Quantitäten hindurchtreten.

---

[1]) Die von Graham herrührende Eintheilung in Colloide und Krystalloide ist jetzt zwar nicht mehr in aller Strenge durchführbar; immerhin bezeichnet man aber Körper, die schwer durch thierische Häute oder Pergamentpapier diosmiren und nicht krystallisationsfähig sind, wie Eiweiss, Gummi, Kieselsäure etc. als Colloide, im Gegensatz zu den krystallisirenden und leicht diosmirenden Krystalloiden. Letzterer Ausdruck hat hier natürlich eine ganz andere Bedeutung, als ihm Naegeli gab, der die quellungsfähigen Krystalle als Krystalloide bezeichnet.

Zur Demonstration dieser Verhältnisse mag die beistehende von PFEFFER (I, 731) aus seinen Versuchen abgeleitete Tabelle dienen, die die durch 6proc. Lösungen von verschiedenen Substanzen bewirkten Maximaldruckhöhen in cm Quecksilber für die in der Ueberschrift bemerkten Membranen angiebt. In derselben ist nur der Druck für den Salpeter in der Ferrocyankupfermembran berechnet, da jedoch PFEFFER bei einer 3,3proc. Lösung bereits einen Druck von 436,8 cm Hg thatsächlich beobachtete, so dürfte der angegebene Werth eher zu klein als zu gross sein.

	Thierblase.	Pergam. Papier	Cu_2FeCy_6
Gummi arabicum . .	13,2	17,9	25,9
Flüssiger Leim . . .	15,4	21,3	23,7
Rohrzucker	14,5	29,0	287,7
Salpeter	8,9	20,4	700 (?)

Kapitel 2.

Die physikalischen Eigenschaften der Zellmembran.

1. Specifisches Gewicht.

Eine genaue Bestimmung des specifischen Gewichtes der Zellmembran bietet weit grössere Schwierigkeiten, als dies auf den ersten Blick scheinen möchte, und zwar werden dieselben namentlich dadurch veranlasst, dass es sehr schwer ist, von einem beliebigen Pflanzentheile denjenigen Theil des Gesammtvolumens zu bestimmen, der von der Zellmembran eingenommen wird. Auf der anderen Seite ist jedoch gerade die genaue Kenntniss des specifischen Gewichtes der Zellmembran deswegen von Wichtigkeit, weil sich aus diesem und dem Trockengewicht eines beliebigen Pflanzentheiles von bestimmtem Volumen das Verhältniss zwischen Membran und Lumen in sehr einfacher Weise berechnen lässt.

Zu diesem Zwecke wurde denn auch in der That zuerst von SACHS (VI, 326) eine genauere Bestimmung des specifischen Gewichtes der verholzten Zellmembran vorgenommen, und zwar verfuhr er hierbei in der Weise, dass er feine Querschnitte, aus denen durch Kochen die Luft entfernt war, in Lösungen von bekanntem specifischen Gewichte brachte und beobachtete, ob sie darin aufstiegen oder untersanken. SACHS fand nun, dass feine Holzquerschnitte von *Abies pectinata* in Lösungen vom specifischen Gewicht 1,56 langsam untersanken und schliesst daraus, dass das specifische Gewicht der verholzten Zellmembran nahezu 1,56 beträgt oder vielleicht ein wenig grösser ist.

Aehnliche Resultate erhielt sodann R. HARTIG (I, 14), der Holz und Rinde verschiedener einheimischer Bäume in gleicher Weise untersuchte. In Lösungen, deren specifisches Gewicht 1,57 betrug, beobachtete er in allen Fällen ein Steigen der Querschnitte, nur die Buchenrinde sank darin zu Boden, was HARTIG auf den reichen Aschengehalt derselben zurückführt.

Demgegenüber hat neuerdings HENZE (I) eine Reihe von diesbezüglichen Bestimmungen vorgenommen, nach denen das specifische Gewicht der Zellmembran nicht unbeträchtlich höhere Werthe besitzen und zwischen 1,60 und 1,63 liegen soll. Es ist nun zwar wohl nicht ausgeschlossen, dass in der That, wie dies auch von HENZE angenommen wird, die abweichenden Resultate von SACHS dadurch veranlasst wurden, dass die betreffenden Schnitte noch kleine Luftblasen enthielten; möglich scheint es mir jedoch auch, dass eine andere, bisher nicht beachtete Fehlerquelle die Resultate beeinflusst hat; da nämlich die genannten Autoren mit verschiedenen Salzen operirt haben (SACHS und R. HARTIG mit Kalknitrat und Zinknitrat, HENZE mit Jodkalium), so ist es sehr wohl möglich, dass die betreffenden Holzstücke aus den Salzlösungen in ihre Micellarinterstitien eine Lösung von abweichender Concentration aufnahmen; offenbar muss doch, wenn z. B. eine verdünntere Lösung imbibirt wird, das specifische Gewicht der Zellmembran zu gering gefunden werden. Da nun aber HENZE auch nach anderen Untersuchungsmethoden, die allerdings wohl auch mit ziemlich beträchtlichen Beobachtungsfehlern verbunden waren, ebenfalls über 1,62 liegende Werthe für das specifische Gewicht der verholzten Zellmembran gefunden hat, so müssen wir, solange keine umfassenderen Untersuchungen in dieser Hinsicht vorliegen, annehmen, dass die durch Jodkaliumlösung erhaltenen Resultate als die zuverlässigsten zu betrachten sind und dass das specifische Gewicht der trockenen Zellmembran in der That über 1,6 beträgt.

Bemerken will ich schliesslich noch, dass nach weiteren Untersuchungen von HENZE zwischen dem Aschengehalt der Membran und dem specifischen Gewicht derselben keine Beziehungen bestehen sollen und dass ferner das specifische Gewicht der gereinigten Cellulose im Mittel 1,630 betragen soll.

2. Die mechanischen Eigenschaften der Zellmembran.

Da eine der wichtigsten Functionen der Zellmembran darin besteht, der Zelle und dem aus Zellen aufgebauten Organismus die nöthige Festigkeit zu gewähren, so müssen natürlich die mechanischen Eigenschaften derselben ein ganz besonderes Interesse beanspruchen, und zwar kommen in dieser Beziehung namentlich die Dehnbarkeit, die Tragfähigkeit und die absolute Festigkeit in Betracht. Zur Bestimmung der ersteren kann nun die grösste Längenausdehnung dienen, welcher die betreffende Membran fähig ist und die also kurz vor dem Zerreissen eintritt; man drückt dieselbe wohl am zweckmässigsten in Procenten der Gesammtlänge aus. Ein Maass für die Tragfähigkeit bietet ferner der Tragmodul, welcher dasjenige in Kgr. ausgedrückte Gewicht bezeichnet, welches ein Stab oder Riemen von 1 Millim. Querschnitt auszuhalten vermag, bevor er eine merkliche dauernde Verlängerung erfährt, über die Elasticitätsgrenze hinaus ausgedehnt ist. Zur Bestimmung der absoluten Festigkeit dient dann endlich der Festigkeitsmodul, welcher das zum Zerreissen des gleichen Stabes nothwendige Gewicht angiebt.

Zuverlässige Bestimmungen dieser Grössen liegen nun zur Zeit namentlich für die Membranen der Bast- und Collenchymzellen vor, die ja auch deshalb besonders von Wichtigkeit sind, weil diese Zellen, wie zuerst von SCHWENDENER (III) gezeigt wurde, als die specifisch mechanischen Zellen aufzufassen sind.

Für die Bastzellen wurde nun zuerst von SCHWENDENER (III, 9) die bemerkenswerthe Thatsache festgestellt, dass dieselben eine ganz bedeutende Tragfähigkeit besitzen und in dieser Beziehung selbst dem Schmiedeeisen nicht nachstehen; lag doch die Grösse des Tragmoduls der Bastzellmembranen durchschnittlich zwischen 15 und 20, während der des Schmiedeeisens 13—21 beträgt. Bei *Pincenectia* fand SCHWENDENER sogar einen Tragmodul von 25, der dem des gehämmerten Stahles gleichkommt.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen der Zellmembran und den Metallen besteht aber darin, dass die erstere bei einer die Elasticitätsgrenze nur wenig überschreitenden Belastung zerrissen wird, während beim Eisen der Festigkeitsmodul den Tragmodul meist um mehr als das Doppelte übertrifft. Ferner ist die Membran der untersuchten Bastzellen auch durch eine bedeutend grössere Dehnbarkeit ausgezeichnet; dieselbe beträgt nach den Untersuchungen von Schwendener gewöhnlich ca. 1—1,5 % (bei *Secale cereale* zur Zeit der Fruchtreife 0,5 %), während die Dehnbarkeit des Schmiedeeisens 0,1 % nicht übersteigt.

Ganz entsprechende Resultate fand übrigens später auch Weinzierl (I, 411) bei der Untersuchung verschiedener Bastsorten; nur bei einigen weniger stark entwickelten Bastzellen beobachtete er eine beträchtlich grössere Dehnbarkeit von 4—6 %.

Ganz anders verhält sich nun aber nach den Untersuchungen von Ambronn (II) die Membran der Collenchymzellen, die namentlich den jugendlichen noch wachsenden Pflanzentheilen ihre Festigkeit verleiht. Diese besitzt zwar auch einen relativ hohen Festigkeitsmodul (8—14), wird aber bereits durch eine sehr geringe Belastung über die Elasticitätsgrenze hinaus ausgedehnt, so dass der Tragmodul kleiner als 3 gefunden wurde. Die Dehnbarkeit der Membran der typischen Collenchymzellen ist keine sehr grosse, sie beträgt nach Ambronn ungefähr 1,5 bis 2,5 %.

Im Anschluss an diese ausschliesslich an Phanerogamen angestellten Messungen mögen zunächst noch die von Firtsch (I, 88) an *Polytrichum* ausgeführten Bestimmungen hier Erwähnung finden: nach diesen besitzen namentlich die mechanischen Zellen der *Seta* nicht unbeträchtliche Festigkeit. Firtsch bestimmte den Festigkeitsmodul derselben zu 11,5 während derselbe im Stämmchen nur 7,5 betragen soll.

Was nun ferner die nicht specifisch mechanischen Zellen anlangt, so liegen über diese nur wenige zuverlässige Untersuchungen vor; immerhin lässt sich doch aus den Angaben von Weinzierl (I), Lucas (I), Haberlandt (III, 108) u. a. entnehmen, dass dieselben im Allgemeinen sowohl bezüglich ihrer Tragfähigkeit, als auch bezüglich der absoluten Festigkeit den Membranen der Stereomzellen wesentlich nachstehen und häufig eine bedeutend grössere Dehnbarkeit wie diese besitzen.

So hat zunächst Schwendener (IV, 850) einige parenchymatische Zellen des Markes und der Rinde in dieser Hinsicht untersucht und den Festigkeitsmodul zu 0,8—3,0 bestimmt bei einer Dehnbarkeit von 12—20 %. Eine noch etwas grössere Dehnbarkeit hat neuerdings Eichholz (I, 561) in den Fruchtklappen von *Impatiens* an der unter der äusseren Epidermis gelegenen Schwellschicht constatirt; er beobachtete, dass bei dieser allein durch den Turgor eine Ausdehnung von 25 % bewirkt wurde, womit aber wahrscheinlich die äusserste Grenze der Dehnbarkeit für diese Zellen noch nicht erreicht ist.

Eine ganz bedeutend grössere Dehnbarkeit war übrigens bereits früher von Pfeffer (IX, 106) an den Staubfäden von *Cynara Scolymus* nachgewiesen worden; dieselbe betrug hier sicher über 100 %. Aehnlich verhält sich nach Untersuchungen von Haberlandt (III, 106) der sogenannte Markstrang von *Usnea barbata;* der genannte Autor beobachtete bei diesem in einem Falle sogar eine Dehnbarkeit von 110 % bei einem Festigkeitsmodul von 1,7; bei einer Ausdehnung von 20 % war hier die Elasticitätsgrenze noch nicht überschritten.

Auf der anderen Seite scheinen nun übrigens auch solche Zellen, die sicher keine mechanische Bedeutung besitzen, in manchen Fällen trotzdem durch eine ganz beträchtliche Festigkeit ausgezeichnet zu sein; ob allerdings der Festigkeitsmodul bei diesen, wie dies von Haberlandt (III, 108) für die Samenhaare von *Asclepias* angegeben wird, bis auf 40,6 steigen kann, scheint mir noch der Bestätigung zu bedürfen.

Von Interesse wäre es nun noch zu erfahren, ob mit den chemischen Metamorphosen der Zellmembran bestimmte Aenderungen der mechanischen Eigenschaften Hand in Hand gehen. Nach den vorliegenden Untersuchungen scheint nun zunächst mit der Verholzung keineswegs eine besondere Erhöhung der Tragfähigkeit und Festigkeit verbunden zu sein, wie dies mehrfach behauptet wurde; denn mehrere der festesten Bastsorten geben die Reactionen der reinen Cellulose; auf der anderen Seite giebt es allerdings auch verholzte Bastarten mit hohem Tragmodul und Festigkeitsmodul.

Für die verkorkten Membranen wurde sodann von Schwendener (I, 40) nachgewiesen, dass dieselben in den meisten Fällen einen ziemlich bedeutenden Festigkeitsmodul (6—8) und eine relativ geringe Dehnbarkeit (ca. 2%) besitzen nur ausnahmsweise wurde eine höhere Dehnbarkeit gefunden, so z. B. bei dem Korke von *Prunus avium* eine solche von 10—12%.

Besonders beachtenswerth scheint mir jedoch in dieser Beziehung die von Pfeffer constatirte Thatsache, dass in den Staubfäden der *Cynareen* auch die verholzten Elemente des Gefässbündels und die Cuticula eine hohe Dehnbarkeit besitzen sollen.

Von Interesse ist nun ferner die Frage, in welchem Verhältnisse die mechanischen Eigenschaften der Zellmembran zu dem Wassergehalt derselben stehen. Die in dieser Beziehung angestellten Untersuchungen haben ergeben, dass die Dehnbarkeit mit dem Austrocknen der Membran abnimmt, die Tragfähigkeit und Festigkeit aber zunimmt. So fand zunächst Reinke (I, 30) bei einem feuchten Streifen von *Laminaria*-Laub den Festigkeitsmodul 1, während ein Streifen aus lufttrockenem Materiale den Festigkeitsmodul 10 besass; die Dehnbarkeit hatte mit der Quellung um das 60-fache abgenommen. Aehnliche Resultate erhielt Weinzierl (I, 411) auch bei den echten Bastzellen, wenn auch bei diesen, der geringeren Quellungsfähigkeit entsprechend, die Unterschiede bedeutend geringer ausfielen. Weinzierl beobachtete z. B. bei den Bastzellen von *Phormium tenax*, dass beim Austrocknen der Tragmodul von 20,33 auf 24,0 und der Festigkeitsmodul von 25,41 auf 27,0 wuchs, die Dehnbarkeit aber von 1,3% auf 1,13% sank.

Ebenso wie bei den nicht regulären Krystallen werden nun endlich die mechanischen Eigenschaften auch innerhalb ein und derselben Zellmembran mit der Richtung wechseln; leider ist jedoch bislang noch nicht gelungen directe Messungen in dieser Hinsicht anzustellen. Einerseits spricht jedoch die sogleich zu besprechende optische Anisotropie der Zellmembranen, sowie die ungleiche Quellungsfähigkeit derselben in den verschiedenen Richtungen auch für entsprechende Differenzen der mechanischen Eigenschaften, andererseits kann auch aus den Gestaltsveränderungen, die manche Zellen in Folge ihrer Turgescenz erfahren, auf eine ungleiche Dehnbarkeit in den verschiedenen Richtungen geschlossen werden (cf. Pfeffer IV, 12).

3. Optisches Verhalten der Zellmembran.

1. Unter den optischen Eigenschaften der Zellmembran dürfte zunächst das Brechungsvermögen derselben einiges Interesse bieten. Leider liegen jedoch über dieses genaue quantitative Bestimmungen zur Zeit nicht vor. Aus der ver-

schiedenen Schärfe, mit der sich die verschiedenen Membranen gegen Wasser, Glycerin und andere Einschlussflüssigkeiten abheben, lässt sich aber schon jetzt der Schluss ziehen, das der Brechungsindex der verschiedenen Zellwandungen sehr differirende Werthe besitzt und sich, wie dies ja auch nicht anders zu erwarten ist, bei den stark gequollenen Cellulosemodificationen von dem des Wassers nur wenig unterscheidet. Ebenso dürfte es nun ferner wohl sehr wahrscheinlich erscheinen, dass auch mit der Verholzung und Verkorkung der Zellmembran eine constante Aenderung des Brechungsindex verbunden sein möchte. Bei dem gänzlichen Mangel diesbezüglicher Untersuchungen lassen sich jedoch in dieser Hinsicht noch keine zuverlässigen Angaben machen.

Daraus, dass die meisten Zellmembranen bei der Einbettung in Canadabalsam ganz oder nahezu unsichtbar werden, folgt nun übrigens, dass die absolute Grösse des Brechungsindex der trockenen Zellmembranen im allgemeinen mit dem des Canadabalsams (ca. 1,54) ungefähr übereinstimmt.

2. Dem soeben besprochenen Gegenstande gegenüber verlangt nun das Verhalten der Zellmembran gegen das polarisirte Licht eine etwas eingehendere Besprechung, da über dieses bereits eine ganze Anzahl von Untersuchungen vorliegt, die auch schon einige interessante Aufschlüsse über den feineren Bau der Zellmembran geliefert haben, wenn auch gerade die interessantesten Fragen meist noch nicht mit genügender Sicherheit haben entschieden werden können.

Zunächst ist die Frage von Interesse, ob alle vegetabilischen Zellmembranen durch optische Anisotropie ausgezeichnet sind. Während nun diese Frage bereits von H. von Mohl im positiven Sinne entschieden wurde, giebt neuerdings N. J. C. Müller (I) an, dass alle jugendlichen Zellmembranen isotrop oder nur sehr schwach anisotrop sein sollten; nach Dippel (VI, 323) soll sogar das Cambium stets vollkommen isotrop sein. Demgegenüber konnte ich mich nun aber bei den Cambiumzellen von *Cytisus Laburnum* bei der Beobachtung mit einem Gypsplättchen Roth I. Ordnung mit voller Sicherheit davon überzeugen, dass sowohl durch die tangentialen als auch die radialen Wände eine Aenderung der durch das Gypsplättchen bewirkten Interferenzfarbe hervorgerufen wurde, und es scheint mir denn auch zweifelhaft, ob es überhaupt vollkommen isotrope Zellmembranen giebt. Immerhin steht aber soviel fest, dass die Anisotropie der jugendlichen Membranen stets eine äusserst schwache ist.

Ebenso wie die Letzteren verhalten sich nun ferner auch die stark quellungsfähigen Cellulosemodificationen, wie z. B. die Membranen der *Fucoideen* und die schleimartigen Oberhäute vieler Samen und Früchte. Doch ist auch bei diesen meist noch eine geringe Anisotropie zu constatiren; die schleimartige Oberfläche der Sporen von *Marsilia* zeigt sogar ganz beträchtliche Doppelbrechung, während allerdings an dem die Früchte erfüllenden Schleime keine Anisotropie nachzuweisen ist.

Was nun ferner die Orientirung der optischen Elasticitätsachsen innerhalb der verschiedenen anisotropen Membranen anlangt, so kann dieselbe am zweckmässigsten durch Vergleichung derselben mit einem durch Zug doppelbrechend gemachten Körper, wie Kautschuk oder Gelatine, bestimmt werden, und zwar soll im Folgenden, der Naegeli'schen Terminologie entsprechend (cf. Naegeli und Schwendener I, 313), angenommen werden, dass in diesen die grösste Achse des optischen Elasticitätsellipsoids der Zugrichtung parallel läuft. Durch eine solche Vergleichung, die leicht mit Hilfe eines Gypsplättchens ausgeführt werden kann, lässt sich nun zunächst für jeden beliebigen Schnitt die Orientierung der wirksamen Elasticitätsellipse feststellen und aus der Bestimmung von mindestens 2 auf einander senkrecht stehenden Ellipsen ergiebt sich dann die Orientirung des optischen Elasticitätsellipsoids, das im Allgemeinen jedenfalls dreiachsig ist, so dass an demselben eine kleinste, mittlere und grösste Achse unterschieden werden kann.

Ich will jedoch an dieser Stelle bemerken, dass man mehrfach auch von der Vergleichung mit Krystallen ausgegangen ist und auch die Lage der Achsenebene und die Grösse des Axenwinkels zu bestimmen gesucht hat, obwohl diese Grössen wohl nur geringe theoretische Bedeutung haben. Unzureichend ist aber, wie dies schon von Naegeli (VIII, 301) dargethan wurde, die von Mohl eingeführte Bezeichnungsweise von negativer und positiver Reaction; denn abgesehen davon, dass sie auf einer unrichtigen Vergleichung mit den Krystallen beruht, ist sie auch deshalb zu verwerfen, weil sie die grosse Mannigfaltigkeit, in der das optische Elasticitätsellipsoid in den verschiedenen Membranen orientirt sein kann, nicht auszudrücken gestattet.

Die Orientirung des optischen Elasticitäts-Ellipsoids innerhalb der vegetabilischen Membranen ist nun stets eine solche, dass die Achsen derselben mit morphologisch definirbaren Richtungen zusammenfallen; und zwar ist eine Achse stets genau radial gerichtet, so dass die beiden anderen in die Tangentialebene fallen, in der sie bald genau transversal und longitudinal, bald in schiefer Richtung verlaufen.

Was nun die relative Grösse der optischen Elasticitätsachsen anlangt, so ist zunächst beachtenswerth, dass bei der weitaus grössten Anzahl der Fälle die Radialachse die kleinste ist, so dass also ein Querschnitt durch eine Zelle über einem Gypsplättchen im Allgemeinen eine entgegengesetzte Farbenvertheilung in den verschiedenen Quadranten zeigen muss, wie die Stärkekörner.

Eine Ausnahme machen in dieser Hinsicht jedoch zunächst die meisten verkorkten Membranen, bei denen, ebenso wie bei den Stärkekörnern, die grösste Achse des optischen Elasticitäts-Ellipsoids in die Radialrichtung fällt; und zwar gilt dies sowohl von den verkorkten Wänden der Epidermiszellen, als auch von den Korkzellen; auch an den Membranen der Schutzscheide der Luftwurzeln von *Brosimum spurium* konnte ich ein gleiches Verhalten beobachten. Jedoch verhalten sich auch wieder nicht alle verkorkten Membranen gleichartig, so beobachtete Strasburger (I, 212) dass bei der Cuticula von *Viscum album* in den älteren Schichten wieder eine Umkehrung der auf dem Querschnitt wirksamen Elasticitätsellipse stattfindet. Aehnliches konnte ich an den Korkzellen einer *Dracaena* spec. und von *Cytisus Laburnum* beobachten. Nach Dippel (VI, 306) soll sogar durch einfache Behandlung der verkorkten Zellen mit Kalilauge eine Umkehrung der optischen Achsen bewirkt werden können.

Auf der anderen Seite ist nun übrigens auch bei einer Anzahl nicht verkorkter Membranen die Radialachse die grösste: so namentlich bei einer Anzahl von Algen, wie z. B. *Caulerpa* und *Bryopsis.*

Auch für *Vaucheria* wird dasselbe Verhalten von N. J. C. Müller (I, 5) angegeben; eine daraufhin untersuchte nicht näher bestimmte Species dieser Gattung zeigte mir jedoch die normale Orientirung der optischen Achsen.

Bezüglich der beiden in die Tangentialebene fallenden Achsen ist ist nun zunächst hervorzuheben, dass in allen denjenigen Zellen, die bei irgend welcher Behandlung Streifung erkennen lassen, stets eine Achse diesen Streifensystemen parallel geht. Dasselbe gilt auch von den leistenförmigen Verdickungen der Zellmembran, und zwar verläuft bei diesen stets die längere der beiden tangentialen Achse den Verdickungsleisten parallel. Ferner fällt bei denjenigen Membranen, welche Tüpfel besitzen, die in irgend einer Richtung in die Länge gestreckt sind, mögen dieselben nun oval oder spaltenförmig sein, stets ebenfalls die grössere der tangentialen Achsen mit dieser Richtung zusammen (cf. DIPPEL VI, 310, und A. ZIMMERMANN III).

Ausserdem können nun übrigens auch während des Wachsthums der Zellen an ein und derselben Membran die beiden in die Tangentialebene fallenden Achsen eine Umlagerung erfahren. Solche Fälle wurden namentlich neuerdings von N. J. C. MÜLLER (I) beobachtet; ich erwähne von denselben nur die Membranen von *Nitella,* bei denen die grössere der beiden tangentialen Achsen zunächst der Längsrichtung der Zellen parallel laufen, später aber senkrecht auf derselben stehen soll.

Sodann will ich nun gleich an dieser Stelle bemerken, dass auch eine Beziehung zwischen den optischen Elasticitätsachsen und der Quellungsrichtung der verschiedenen Membranen besteht und dass namentlich in den hygroskopischen Pflanzentheilen häufig ein ganz abweichender Verlauf der optischen Achsen beobachtet wird. So zeigt z. B. der untere Theil der einzelligen Samenhaare von *Epilobium* und *Asclepias,* der stark hygroskopisch ist und durch seine Krümmungen das Auseinanderspreizen der Samenhaare bewirkt, auf der einen Seite entgegengesetztes optisches Verhalten wie auf der anderen, und zwar ist hier die Orientirung der optischen Elasticitätsachsen eine solche, dass die kleinste Achse mit der Richtung der stärksten Quellung zusammenfällt. Ein gleiches optisches Verhalten konnte ausserdem auch bereits bei einer Anzahl anderer hygroskopischer Pflanzentheile beobachtet werden (cf. ZIMMERMANN II).

Schliesslich wollen wir nun noch auf die Frage eingehen, durch welche Ursache die optische Anisotropie der Zellmembran bewirkt wird, eine Frage, die bislang noch nicht endgiltig entschieden werden konnte. Während man jedoch bis vor kurzem, der von NÄGELI (VIII) aufgestellten Theorie entsprechend, fast allgemein annahm, dass die Micellen sich wie kleine Krystalle verhalten und selbst doppelbrechend sein sollten, hat neuerdings diejenige Theorie, welche den Grund der Anisotropie in die Anordnung der Micellen verlegt, bedeutend an Wahrscheinlichkeit gewonnen. NÄGELI stützte sich nämlich bei seiner Theorie namentlich auf die Beobachtung, dass die Zellmembranen durch Zug und Druck keine Aenderung ihrer optischen Eigenschaften erfahren sollten; demgegenüber haben nun aber die neueren Untersuchungen ergeben, dass diese optische Indifferenz gegen mechanische Eingriffe jedenfalls bei einer ganz beträchtlichen Anzahl thierischer und pflanzlicher Membranen nicht vorhanden ist, dass dieselben vielmehr durch Spannungen ganz gleichartige Aenderungen ihrer optischen Eigenschaften erleiden, wie die anorganischen Substanzen (cf. V. v. EBNER I und ZIMMERMANN IV). In manchen Fällen liess sich sogar durch Dehnung eine vollkommene Umkehrung der optischen Achsen bewirken.

Wenn wir nun aber auch annehmen, dass die Anisotropie der Zellmembran durch die gesetzmässige Anordnung der an sich isotropen Micellen hervorgebracht wird, so lässt sich die Ursache dieser gesetzmässigen Anordnung zur Zeit noch nicht mit Sicherheit angeben. Nur soviel kann schon jetzt als feststehend gelten, dass die Schichtenspannung und überhaupt solche Spannungen, die eine Gegenspannung voraussetzen, hier nicht in Betracht kommen können. Denn einerseits reagiren meist ganze Membrancomplexe gleichartig, andererseits ist auch eine sehr weit gehende Zerkleinerung der Membranen möglich, ohne dass die optischen Eigenschaften derselben eine Aenderung erführen.

Am wahrscheinlichsten scheint es mir dagegen nach den vorliegenden Untersuchungen, dass sich die Micellen in den vegetabilischen Membranen in einem gewissen labilen Gleichgewichtszustande befinden, der in diesen durch die beim Wachsthum der Membran vorhandenen Spannungen veranlasst wird, ähnlich wie ein halbflüssiger oder stark quellungsfähiger Körper, dadurch dass derselbe im gespannten Zustande, sei es durch Temperaturerniedrigung, sei es durch Wasserverlust, fest wird, eine dauernde Anisotropie erhalten kann (cf. N. J. C. MÜLLER, II). Hierfür spricht auch die sogleich noch näher zu besprechende Contraction, die viele Membranen bei der starken Quellung in Säuren und Alkalien erfahren.

Ein tieferer Einblick in die Mechanik dieser Vorgänge kann nun allerdings erst gewonnen werden, wenn die Wachsthumsmechanik der Zellmembran genauer erforscht sein wird. Auf alle Fälle dürfte es aber jetzt schon als wahrscheinlich erscheinen, dass auch umgekehrt eine eingehendere Berücksichtigung der optischen Verhältnisse für die Erklärung der Wachsthumsvorgänge der Zellmembran von Bedeutung sein wird.

4. Quellungserscheinungen und osmotisches Verhalten der Zellmembran.

Wie bereits pag. 661 erwähnt wurde, bezeichnet man als Quellungscapacität einer Substanz das Verhältniss zwischen dem während des Quellungsmaximums innerhalb derselben enthaltenen Wasser zu der Trockensubstanz derselben. Diese Grösse ist nun für die verschiedenen Membranen eine sehr verschiedene; das eine Extrem bilden in dieser Hinsicht die schleimartigen Membranen, wie z. B. die von *Laminaria*, die nach REINKE (I, 9) dem Gewicht nach die dreifache Menge ihrer Trockensubstanz an Wasser aufzunehmen vermögen. Auf der anderen Seite sind dagegen die verkorkten Membranen einer nur ganz geringen Wasseraufnahme fähig. Dass dieselben aber auch nicht gänzlich wasserfrei sind, wurde von PEEFEER (III, 49) in sehr einfacher Weise dadurch demonstrirt, dass er auf die spaltöffnungsfreie Oberseite von verschiedenen Blättern, angefeuchtete Krystalle von Kochsalz oder Zucker legte, die dann durch die Cuticula hindurch Wasser aus dem Blatte aufnahmen. In vielen Fällen wird allerdings durch Wachsüberzüge eine Benetzung der Cuticula ganz verhindert.

Genauere quantitative Bestimmungen der Wassercapacität der Zellmembranen liegen zur Zeit nur für die verholzten Membranen vor. Dieselben wurden zuerst von SACHS (VI, 307) bei *Pinus silvestris, Abies pectinata* nnd *Prunus domestica* vorgenommen. Nach diesen Untersuchungen vermögen nun die Membranen dieser Pflanzen im Mittel 48,2 $\frac{0}{0}$ ihres Trockengewichtes an Wasser aufzunehmen.

Nicht unbeträchtlich höhere Werthe hat jedoch später R. HARTIG (I, 15 und 64) für die Membranen verschiedener Laubhölzer erhalten. So soll namentlich der Splint des Eichenholzes durch eine sehr hohe Wassercapacität ausgezeichnet sein und im vollständig gesättigten Zustande 92 $\frac{0}{0}$ seines Trockengewichtes an Wasser enthalten.

Ebenso wie das Wasser können nun aber auch verschiedene in diesem gelöste Stoffe in die Zellmembran eindringen. Dies lässt sich für die meisten Farbstoffe, die zum grössten Theile nicht nur die Membran selbst färben, sondern auch dieselbe durchwandern und eine Tinction der Inhaltsstoffe bewirken, mit Leichtigkeit demonstriren. Ebenso verhält sich nun die Zellmembran auch gegen verschiedene Salze, Säuren und organische Substanzen, und es ist zur Zeit von keinem in Wasser löslichen Stoff constatirt, dass er nicht in die Cellulosemembran einzudringen vermöchte. Es können sogar auch Stoffe, die wie die ätherischen Oele in Wasser unlöslich sind, durch die Zellmembran hindurchtreten, wenn diese zuvor mit einem Lösungsmittel für die betreffenden Substanzen durchtränkt ist. So ist es ja bekannt, dass einerseits ätherische Oele, wie Nelkenöl oder Origanumöl, auch in vollständig geschlossene Zellen eindringen, wenn diese zuvor in Alkohol entwässert waren und dass andererseits auch durch die mit Nelkenöl durchtränkte Membran Canadabalsam hindurchzutreten vermag. Es verhalten sich nun übrigens in dieser Beziehung keineswegs alle Membranen gleichartig, vielmehr sind namentlich die verkorkten Wandungen durch grosse Impermeabilität ausgezeichnet. Man kann sich hiervon z. B. leicht überzeugen, wenn man unverletzte Blätter von *Elodea canadensis* nach der Fixirung durch Alkohol in eine beliebige Farbstofflösung einträgt; man wird dann stets finden, dass die Farbstofflösung ganz allmählich von der Schnittfläche aus vordringt. Es lässt sich in gleicher Weise auch leicht nachweisen, dass selbst die Stammspitze von einer relativ sehr schwer permeabelen Membran nach aussen abgeschlossen ist.

Zu bemerken ist nun ferner noch, dass verschiedene Stoffe, wie namentlich die meisten Säuren, die Alkalien, Chlorzink und Kaliumquecksilberjodid, eine zum Theil sehr bedeutende Vergrösserung der Quellungscapacität bewirken können. Die durch diese Verbindungen bewirkte starke Quellung kann sogar schliesslich bis zur vollständigen Lösung gesteigert werden, der aber stets eine Zerstörung der feineren Structur der betreffenden Membran vorausgeht.

Von Interesse ist in dieser Hinsicht auch, dass, wie durch VON HÖHNEL (VI) zuerst nachgewiesen wurde, bei dieser starken Quellung häufig in gewissen Richtungen eine Contraction stattfindet; so ist bei den meisten in die Länge gestreckten Zellen bei der Quellung in concentrirter Schwefelsäure eine ziemlich beträchtliche Contraction in der Längsrichtung zu constatiren. Es ist diese Beobachtung um so interessanter, als die eintretende Contraction, wie bereits angedeutet wurde, ganz den Spannungen entspricht, welche man nach der optischen Reaction in denselben voraussetzen müsste, denn es reagiren dieselben in der That in ganz derselben Weise, wie ein in der Längsrichtung ausgedehnter Gelatinestreifen.

Endlich will ich von den Quellungserscheinungen an dieser Stelle nur noch hervorheben, dass bei den meisten Zellen die Wassereinlagerung ganz vorwiegend in der Radialrichtung geschieht, während sich in der Longitudinalrichtung derselben meist gar keine oder eine nur sehr geringe Quellung constatiren lässt. Sehr abweichend verhalten sich jedoch in dieser Beziehung die in den verschiedenen hygroskopischen Pflanzentheilen enthaltenen Zellenmembranen, die ich mit Rücksicht auf ihre grosse Mannigfaltigkeit im folgenden Kapitel gesondert besprechen werde.

Kapitel 3.

Die hygroskopischen Pflanzentheile.

Da wie wir im vorigen Kapitel sahen alle Zellmembranen quellungsfähig sind und folglich auch je nach dem Wassergehalt ein verschiedenes Volumen besitzen, müsste sich auch — vom rein theoretischen Standpunkte — jedes beliebige Membranstück zu einem Hygrometer oder Hygroskope verwenden lassen. Dennoch scheint es mir geboten, abweichend von dem Sprachgebrauch der Chemiker, die bekanntlich das Wort hygroskopisch ungefähr in dem gleichen Sinne wie

Wasser anziehend gebrauchen, eine Zellmembran oder einen Complex von Membranen nur dann als hygroskopisch zu bezeichnen, wenn bei diesem mit dem Wechsel des Wassergehaltes keine harmonische Verkleinerung oder Vergrösserung stattfindet, sondern sofort in die Augen fallende Gestaltsveränderungen, wie Krümmungen, Drehungen und dergl. eintreten.

Eine etwas eingehendere Besprechung dieser hygroskopischen Gebilde scheint mir um so mehr von Interesse, als diese meist eine für die Erhaltung und Fortpflanzung der Pflanze wichtige biologische Bedeutung besitzen und bisher noch keine umfassende Behandlung gefunden haben. Wir wollen nun zunächst die direct zu beobachtenden Gestaltsveränderungen und die biologische Bedeutung der wichtigsten hygroskopischen Gebilde besprechen und dann die mechanische Erklärung der verschiedenen Bewegungserscheinungen, soweit dieselbe bisher durch zuverlässige Untersuchungen gewonnen werden konnte, zu geben versuchen.

I. Was nun zunächst die vegetativen Organe der Kormophyten anlangt, so sind bei diesen hygroskopische Erscheinungen nur ganz ausnahmsweise anzutreffen. Das bekannteste Beispiel dieser Art bildet die *Anastatica hierochuntica*, die gewöhnlich fälschlich als »Rose von Jericho« bezeichnet wird. Bei dieser Pflanze neigen sich bekanntlich alle Seitenzweige, die im feuchten Zustande weit auseinander spreizen, beim Austrocknen derartig zusammen, dass die ganze oberirdische Pflanze jetzt zu einer Kugel zusammengeballt erscheint. Man hat deshalb auch früher meist angenommen, dass durch diese hygroskopische Zusammenballung das Fortrollen der Pflanze durch den Wind und somit auch die Verbreitung der Samen derselben beschleunigt werden möchte. Nach neueren Untersuchungen von Volkens (II, 84) findet aber eine Loslösung der ausgetrockneten Pflanzen aus dem Boden an den natürlichen Standorten derselben niemals statt, und es ist der hygroskopische Mechanismus nach seinen Ausführungen als ein Schutzmittel gegen die unzeitige Ausstreuung der Samen während der regenlosen Periode anzusehen, ähnlich wie bei der »wahren Jerichorose« *(Asteriscus pygmaeus)* durch die im trockenen Zustande derselben zusammengekrümmten Involucralblätter eine Ausstreuung der Samen während der trockenen Jahreszeit verhindert wird (Volkens II, 85).

Aehnlich wie *Anastatica hierochuntica* verhält sich nun auch *Selaginella lepidophylla;* doch findet bei dieser die Einkrümmung der Aeste auch an der lebenden Pflanze statt, so dass dieselbe wohl sicher als ein Schutzmittel gegen allzu starke Austrocknung anzusehen ist.

Die gleiche Function hat nun ferner auch der Einrollungsmechanismus, der an verschiedenen Steppengräsern zu beobachten ist und, wie von Tschirch (III) gezeigt wurde, ebenfalls in den meisten Fällen durch einen Wechsel des Wassergehaltes hervorgebracht wird.

Aehnlich verhalten sich endlich auch die Blätter von *Polytrichum juniperinum,* die, wie von Firtsch (I, 93) nachgewiesen wurde, bei Wassermangel nicht nur charnierartig zusammenklappen, sondern auch durch eigenthümliche Krümmungen fest an den Stengel angepresst werden, von dem sie im feuchten Zustande wagrecht abstehen.

Viel häufiger sind nun aber ferner hygroskopische Mechanismen an den Fortpflanzungsorganen anzutreffen. So geschieht zunächst das Oeffnen der Antheren fast allgemein durch hygroskopische Spannungen; eine Ausnahme bilden in dieser Hinsicht nur die *Ericaceen,* bei denen das Freilegen der Pollenkörner durch Löcher bewirkt wird, die durch Resorption bestimmter Gewebepartien enstehen (cf. SCHINZ I und LECLERC DU SABLON I). Offenbar wird durch diesen hygroskopischen Mechanismus das Ausstreuen der gegen Benetzung sehr empfindlichen Pollenkörner bei feuchtem Wetter verhindert.

Bei den reifen Früchten wird sodann ebenfalls zunächst das Oeffnen der Fruchtwandung und die Isolirung der reifen Samen von der Mutterpflanze in den meisten Fällen durch hygroskopische Spannungen bewirkt; und zwar geschieht dies meist in der Weise, dass mit dem Austrocknen die Lostrennung der Samen eintritt; von STEINBRINCK (III) wurde jedoch gezeigt, dass bei verschiedenen *Veronica* spec. und ganz allgemein bei *Mesembryanthemum* die Samen bei der Befruchtung frei gelegt werden. Dasselbe findet nach VOLKENS (II, 85) auch bei *Fagonia* und *Zygophyllum* statt.

Ausser den zur Isolirung der Samen dienenden hygroskopischen Spannungen findet man nun übrigens ferner an den reifen Früchten häufig auch noch zu anderen Zwecken hygroskopische Eigenschaften ausgebildet. So dient die Hygroskopicität zunächst bei den meisten mit Haaren bedeckten Samen und Früchten dazu, die Verbreitungsfähigkeit derselben durch den Wind zu befördern. Wie nämlich zuerst durch HILDEBRAND (II) nachgewiesen wurde, sind diese Haare dadurch ausgezeichnet, dass entweder ihr unterster Theil stark hygroskopisch ist oder doch mit einem derartig functionirenden hygroskopischen Gewebe in Verbindung steht, dass die Haare, die im feuchten Zustande eng aneinander liegen, beim Austrocknen nach allen Richtungen weit auseinanderspreizen, wodurch sie natürlich erst in den Stand gesetzt werden dem Winde eine genügende Angriffsfläche zu bieten. Zu den Gebilden der ersteren Art gehören z. B. die bereits erwähnten Samen-Haare von *Epilobium* und *Asclepias*, zu denen der letzteren die Früchte von *Leontodon taraxaum* und *Tragopogon pratense*.

In anderen Fällen werden ferner beim Austrocknen der betreffenden Früchte Spannungen erzeugt, die die Samen weit fortzuschleudern im Stande sind, und zwar zeigen die zu diesem Zwecke ausgebildeten Mechanismen auch in ihrer äusseren Erscheinung eine grosse Mannigfaltigkeit; ich erinnere in dieser Beziehung nur an die Kapseln von *Viola tricolor*, die Hülsen der *Papilionaceen* und die Früchte der *Geraniaceen*, muss aber bezüglich weiterer Details anf die einschlägige Litteratur verweisen (cf. HILDEBRAND I, STEINBRINCK I—V, EICHHOLZ I u. a.)

Das eigenthümlichste Verhalten zeigen aber endlich die Früchte von *Erodium* und verschiedenen *Gramineen (Avena sterilis, Stipa pennata* u. a.), die mit Hilfe ihrer geknieten und im unteren Theile tordirten Grannen sich bei abwechselnder Befeuchtung und Austrocknung spontan in den Erdboden hineinzubohren vermögen (cf. FR. DARWIN I u. ZIMMERMANN I, 36).

Von den *Pteridophyten* erwähne ich sodann die Elateren der *Equisetum* spec., die wohl, wie von DE BARY zuerst ausgesprochen wurde, dazu dienen, immer eine Anzahl von Sporen an einander zu ketten, damit die streng diöcischen Prothallien nicht in zu weiter Entfernung von einander zur Entwicklung gelangen.

Von den *Moosen* ist ferner bekannt, dass die Seta häufig hygroskopische Torsionen zeigt, wie z. B. bei *Funaria hygrometrica;* ob aber diese Torsionen eine biologische Bedeutung besitzen, lässt sich zur Zeit noch nicht angeben. Dahingegen spielt das hygroskopische Peristom der Mooskapseln jedenfalls bei dem Oeffnen derselben eine wichtige Rolle und schützt ausserdem, da es sich bei feuchter Witterung schliesst, die Sporen vor unzeitiger Benetzung.

Endlich besitzen nun aber auch für die Lostrennung und Ausstreuung der Pilzsporen hygroskopische Spannungen eine grosse Bedeutung. Ich erwähne in dieser Beziehung nur, dass z. B. die Conidienträger der *Peronosporeen* sich beim Austrocknen ähnlich wie die Seta von *Funaria hygrometrica* um ihre Achse drehen sollen; doch geschieht diese Torsion mit solcher Energie, dass die reifen Sporen durch dieselbe weit fortgeschleudert wurden (cf. DE BARY I, 76). Sodann spielt auch bei vielen *Myxomyceten* die Hygroskopicität des Capillitiums bei der Isolirung der Sporen eine wichtige Rolle.

II. Bei der Besprechung der Mechanik der hygroskopischen Erscheinungen werde ich mich nur auf die an Früchten zu beobachtenden Mechanismen beschränken, da wir über diese namentlich in Folge der Untersuchungen von STEINBRINCK (I—V) und EICHHOLZ (I) am besten unterrichtet sind.[1])

Es verdient nun in dieser Beziehung zunächst hervorgehoben zu werden, dass in allen bisher beobachteten Fällen die Hygroscopicität ganz ausschliesslich auf der ungleichen Quellungsfähigkeit der betreffenden Membranen beruht und dass der Plasmakörper und der sonstige Inhalt der Zellen niemals bei dem Mechanismus mit betheiligt ist.

Von STEINBRINCK (I u. V) wurde ferner zuerst gezeigt, dass in sehr vielen Fällen die hygroskopischen Krümmungen dadurch hervorgebracht werden, dass in den betreffenden Organen eine Kreuzung der dynamisch wirksamen Zellen stattfindet. Es verlaufen dann stets diejenigen Zellen, die im ausgetrockneten Organ auf der concaven Seite liegen, senkrecht zur Krümmungsebene und wirken also durch ihre starke Contraction in der Querrichtung, die in Folge der Kreuzung mit der Längsrichtung der auf der convexen Seite gelegenen Zellen zusammenfällt.

Offenbar muss nun aber, wie neuerdings von EICHHOLZ (I, 550) hervorgehoben wurde, wenn beide Zellschichten vollständig gleichartig sind, durch die starke Quercontraction der zweiten Zellschicht eine Krümmung eintreten, die nach der entgegengetzten Seite gerichtet ist und deren Krümmungsebene auf der der ersteren senkrecht steht.

In manchen Fällen findet auch in der That eine solche doppelte Krümmung statt; namentlich dann, wenn die betreffenden Pflanzentheile im feuchten Zustande stark gewölbt sind, wie z. B. die meisten *Papilionaceen*-Hülsen; bei diesen werden durch die starke Quercontraction der Epidermiszellen die Hülsenklappen gerade gestreckt und durch die Quercontraction der senkrecht zu jener verlaufenden Hartschichtzellen die scheinbaren Torsionen der Hülsenklappen bewirkt (cf. ZIMMERMANN I, 25, und STEINBRINCK II).

In den meisten Fällen wird nun allerdings eine solche doppelte Krümmung dadurch vermieden, dass entweder die eine Zellschicht bedeutend grössere Festigkeit besitzt oder durch grössere Quercontraction ausgezeichnet ist (cf. EICHHOLZ I, 350). Diese ungleiche Quellungsfähigkeit geht in manchen Fällen auch mit chemischen Differenzen, namentlich ungleicher Verholzung, Hand in Hand; in verschiedenen Fällen lassen sich aber solche Differenzen nicht nachweisen, so dass auf dieselben wohl überhaupt kein grosses Gewicht zu legen ist.

Bei einer nicht unbeträchtlichen Anzahl von Pflanzen sind nun aber ferner hygroskopische Krümmungen zu beobachten, ohne dass eine Kreuzung der dynamisch wirksamen Zellen stattfände; so verlaufen z. B. in den Theilfruchtschnäbeln von *Geranium* alle dickwandigen Zellen, die, wie sich leicht zeigen lässt, allein bei dem hygroskopischen Mechanismus in Betracht kommen, der Längsrichtung des Schnabels parallel und müssen sich somit in dieser Richtung beim Austrocknen ungleich stark contrahiren. Eine genauere Untersuchung dieser Zellen hat denn auch zu dem Ergebniss geführt, dass mit dieser ungleichen Quellungsfähigkeit in der Längsrichtung anatomische Differenzen Hand in Hand gehen, dass bei den auf der Aussenseite des Theilfruchtschnabels gelegenen Zellen, die beim Austrocknen auf die concave Seite zu liegen kommen, die Tüpfel transversal gestellt sind, während dieselben in der anderen Hälfte des Theilfruchtschnabels entweder longitudinal oder in rechtsschiefen Spiralen verlaufen (cf. A. ZIMMERMANN I, 31). Es wurde nun aus diesen und einer Anzahl entsprechender Beobachtungen der Schluss gezogen, dass zwischen der Richtung der Tüpfel und der Quellungsfähigkeit eine derartige Beziehung bestehen möchte, dass stets senkrecht zur ersteren die stärkste Quellung stattfindet. Für die Richtigkeit dieses Satzes wurden später von EICHHOLZ (I) zahlreiche neue Belege erbracht. Dieser fand, dass ganz allgemein, wenn die dynamisch wirksamen Zellen einander parallel laufen, die stärker contractionsfähigen Zellen transversal gestellte Tüpfel besitzen, während die auf der convexen Seite liegenden Zellen sich in ihren Eigenschaften mehr den echten mechanischen Zellen nähern. EICHHOLZ unterscheidet deshalb auch zwischen specifisch dynamischen und dynamo-statischen Zellen; letztere bilden den Uebergang zu den gewöhnlichen Stereomzellen.

---

[1]) Die umfangreiche Arbeit von LECLERC DU SABLON (II) über diesen Gegenstand enthält wenig Neues und viel Unrichtiges (cf. STEINBRINCK IV und EICHHOLZ I).

Die Beziehung zwischen der Tüpfelrichtung und der Quellungsfähigkeit gewinnt noch an Interesse, wenn man berücksichtigt, dass beide von der optischen Reaction der betreffenden Membranen abhängig sind, und es wird auch bei weiteren Untersuchungen über hygroskopische Mechanismen stets das optische Verhalten der betreffenden Membranen mit zu berücksichtigen sein. So hat dieselbe z. B. bei dem hygroskopischen Theile der Samenhaare von *Epilobium* und *Asclepias*, bei dem weder chemische Differenzen der verschiedenen Theile nachzuweisen sind, noch auch durch Tüpfelung oder Streifung auf eine ungleiche Molecularstructur geschlossen werden kann, in der That bereits zu dem Ergebniss geführt dass mit der ungleichen Quellungsfähigkeit auch entsprechende optische Differenzen verbunden sind (cf. ZIMMERMANN III).

Schliesslich will ich noch bemerken, dass bei einer allerdings nur geringen Anzahl von hygroskopischen Pflanzentheilen — so namentlich bei den geknieten Grannen von *Avena sterilis* und *Stipa pennata* eine echte Torsion zu beobachten ist. Eine genauere Untersuchung dieser Gebilde hat nun zu dem Ergebniss geführt, dass die Torsion derselben wenigstens zum Theil auf die Torsionskraft der mit spiralig verlaufenden Tüpfeln versehenen Zellen zurückzuführen ist. Diese Zellen, die bei den genannten beiden Arten den äusseren Theil der Granne einnehmen, zeigen nämlich auch im isolirten Zustande, ebenso wie die echten Bastzellen, beim Austrocknen und bei der starken Quellung in Säuren oder Alkalien ganz beträchtliche Drehungen, die auf eine ungleiche Quellungsfähigkeit und Festigkeit in den verschiedenen Richtungen zurückgeführt wurden (cf. ZIMMERMANN I, 14).

Kapitel 4.

Physikalische Eigenschaften des Plasmakörpers.

Unter den physikalischen Eigenschaften des Plasmakörpers verdient zunächst der Aggregatzustand desselben eingehende Besprechung.

In dieser Hinsicht mag nun zunächst hervorgehoben werden, dass es selbst bei manchen anorganischen Substanzen schwer ist, zwischen dem festen und dem flüssigen Aggregatzustande eine scharfe Grenze zu ziehen und dass auch bei diesen bereits ein intermediärer »weicher oder halbflüssiger« Aggregatzustand unterschieden wurde. Körper von dieser Beschaffenheit werden von Pfaundler (I, 253) »als Gemische aus festen Molekülen mit flüssigen, d. i. fortschreitenden Molekülen, welche mit den festen fortwährend ihre Stelle wechseln«, aufgefasst. Offenbar haben wir es nun aber bei den quellungsfähigen Körpern stets mit einem solchen Gemische zu thun, und es kann somit nicht auffallen, dass diese ebenfalls häufig einen halb flüssigen, halb festen Aggregatzustand besitzen.

Was nun speciell den Plasmakörper anlangt, so kann wohl soviel schon jetzt als sichergestellt gelten, dass die Grundmasse des Cytoplasmas eine flüssige oder zum mindesten nahezu flüssige Consistenz besitzt. Hierfür sprechen namentlich das schon von Hofmeister (I, 69) nachgewiesene Abrundungsbestreben isolirter Plasmakörper und die lebhaften Bewegungserscheinungen, die häufig innerhalb desselben beobachtet werden. Die letzteren scheinen selbst mit einer einigermaassen zähflüssigen Consistenz des Cytoplasmas nicht vereinbar.

Auf der anderen Seite bleibt nun allerdings die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass der Plasmakörper in manchen wasserarmen Zellen, so namentlich in denen der Samen, auch eine bedeutend festere Consistenz besitzt.

Ferner ist es natürlich auch sehr wohl möglich, dass in Zellen mit lebhafter Plasmaströmung der flüssigen Grundmasse des Plasmakörpers feste oder wenigstens nahezu feste Differenzirungen eingebettet sind. Was nun zunächst die in der Masse des Cytoplasmas beobachteten Differenzirungen anlangt, so fehlen uns in dieser Hinsicht alle sicheren Anhaltspunkte, ist es doch zur Zeit noch nicht einmal gelungen, die äussere Gestalt dieser Gebilde mit einiger Zuverlässigkeit klarzulegen (cf. pag. 506 und 568).

Ebenso ist es aber auch noch nicht möglich, über die verschiedenen plasmatischen Componenten des Zellkernes und der Chromatophoren eine einigermaassen sichere Entscheidung zu fällen, und ich will in dieser Hinsicht nur bemerken, dass von Berthold (IV) neuerdings der Versuch gemacht wurde, unter der Annahme, dass der Plasmakörper sammt seinen plasmatischen Einschlüssen eine Emulsion von flüssiger Consistenz darstellt, die gesammten Bewegungserscheinungen und Metamorphosen des Plasmakörpers zu erklären.

Von besonderem Interesse ist nun noch die Frage, ob sich der Plasmakörper gegen heterogene Substanzen, also namentlich gegen die Zellmembran und den Zellsaft hin, durch eine Membran von festerer Consistenz abgrenzt. Offenbar kann zunächst aus der scharfen Abgrenzung, welche das Cytoplasma namentlich gegen den Zellsaft hin zeigt, nicht auf das Vorhandensein einer solchen Membran geschlossen werden, denn auch Flüssigkeiten, die sich nicht in jedem Verhältniss in einander lösen, wie z. B. Wasser und Aether, zeigen ebenfalls eine vollständig scharfe Abgrenzung gegen einander.

Ebenso ist bisher auch noch nicht gelungen, durch directe Beobachtung das Vorhandensein einer solchen Membran mit voller Sicherheit nachzuweisen. Denn wenn auch in manchen Fällen, sowohl nach der Zellmembran, als auch nach dem Zellsafte hin (über letztere cf. SCHMITZ III, 167 und VIII, 26) im Cytoplasma eine hyalinere und optisch dichtere Schicht beobachtet wurde, so folgt hieraus doch natürlich noch nicht, dass diese Schicht durch eine festere Membran gebildet werden müsste.

Dagegen hat nun namentlich PFEFFER (I, 121) aus dem osmotischen Verhalten des Plasmakörpers, auf das wir jetzt näher eingehen wollen, auf das Vorhandensein solcher Membranen geschlossen, die er als innere und äussere Plasmamembran bezeichnet.

Bezüglich des osmotischen Verhaltens des Plasmakörpers verdient nun zunächst hervorgehoben zu werden, dass derselbe im lebenden Zustande für viele Stoffe gänzlich impermeabel oder wenigstens sehr schwer permeabel ist, und zwar gilt dies auch für solche Substanzen, die von dem getödteten Plasma in grosser Menge aufgespeichert werden.

So wurde schon von NÄGELI (IX) constatirt, dass in Zellen mit gefärbtem Zellsaft der Plasmakörper stets vollkommen farblos ist, und dass ferner, wenn man durch Eintragen derselben in eine beliebige neutrale Salzlösung oder Glycerin den Plasmakörper zur Ablösung von der Zellmembran bringt, nur Wasser, nicht aber Farbstoff dem Zellsaft entzogen wird, so dass dieser im Verlauf des Prozesses immer dunkler gefärbt erscheint. Erst nach dem Absterben des Plasmakörpers verbreitet sich dann der Farbstoff über das ganze Präparat und bewirkt — wenigstens bei den Zellen aus dem Fruchtfleisch von *Ligustrum vulgare* — eine intensive Färbung des Zellkerns.

Ebenso konnte PFEFFER (I, 259), als er ein sorgfältig abgewaschenes Stück, das aus einer Zuckerrübe herausgeschnitten war, in reines Wasser brachte, in diesem auch nach 6 Stunden keine Spur von Zucker nachweisen.

Zu ähnlichen Resultaten gelangte endlich auch H. DE VRIES bei seinen alsbald noch näher zu besprechenden Untersuchungen, aus denen hervorgeht, dass der Plasmakörper der meisten Zellen, solange dieselben in ihrer Lebensfähigkeit noch vollständig ungeschädigt sind, für viele sonst leicht diosmirende Salze, wie Kalisalpeter, Kochsalz etc. ganz impermeabel oder wenigstens sehr schwer permeabel ist.

Auf der anderen Seite wurde nun aber auch nachgewiesen, dass gewisse Stoffe durch den Plasmakörper hindurchzutreten vermögen, ohne die Lebensfähigkeit desselben zu beeinträchtigen. So beobachtete zunächst PFEFFER (I, 140 und 157), dass bei den Staubfädenhaaren von *Tradescantia virginica*, die bekanntlich violetten Zellsaft besitzen, wenn man dieselben in ganz verdünnte Ammoniaklösung (1 Tropfen gewöhnlicher Lösung auf 15—30 Ccm. Wasser) bringt, dasselbe von dem Zellsaft aufgenommen wird, was sich aus der Blaufärbung des Zellsaftes ergiebt, ohne dass die Plasmaströmung sofort sistirt würde. Allmählich tritt dann allerdings eine Störung der Plasmaströmung ein, während dieselbe nach Entfernung des Ammoniaks durch Eintragen in reines Wasser alsbald wieder von neuem beginnt.

Neuerdiugs wurde nun aber von demselben Autor (cf. PFEFFER V) der interessante Nachweis geliefert, dass der lebensfähige Plasmakörper auch zahlreichen Anilinfarben, die, wenn sie in ganz verdünnten Lösungen angewandt werden, die Lebensfähigkeit der Zelle nicht beeinträchtigen, den Durchtritt gestattet. Es lässt sich dieser Durchtritt übrigens nur dann mit Sicherheit nachweisen, wenn der aufgenommene Farbstoff innerhalb des Zellsaftes oder des Plasmakörpers eine derartige Metamorphose erfährt, dass die gebildete Substanz den Plasmakörper nicht zu durchwandern vermag; es muss dann offenbar eine Speicherung innerhalb der Zelle stattfinden, da durch die Verwandlung des Farbstoffes immer wieder das osmotische Gleichgewicht zwischen Zellsaft und Aussenflüssigkeit gestört wird und in Folge dessen immerfort neue Farbstoffmolekeln in die Zellen hineinströmen müssen, ohne dass von dem aus dem Farbstoffe hervorgegangenen Körper etwas aus der Zelle heraustreten könnte, da dieser ja den Plasmakörper nicht zu durchdringen im Stande ist. Der geschilderte Prozess lässt sich z. B. sehr schön an einem mit Gerbstoffkugeln versehenen *Mesocarpus*-Faden beobachten, der in eine sehr verdünnte Lösung von Methylenblau gelegt ist. Es bildet sich hier in den Gerbstoffkugeln eine ebenfalls blaugefärbte Verbindung des Gerbstoffes mit dem Methylenblau, die den Plasmakörper nicht zu durchwandern vermag. Da also die in die Gerbstoffkugeln gelangenden Farbstoffmolekeln in diesen sofort chemisch gebunden werden, so müssen sich fortwährend neue Farbstoffmolekeln auf osmotischem Wege in die Gerbstoffkugeln hineinbewegen, und man kann denn auch in der That beobachten, dass diese nach einigen Stunden selbst aus einer sehr verdünnten Lösung des Farbstoffes, die aber in ausreichender Menge zu Gebote stehen muss, soviel Farbstoff aufgespeichert haben, dass sie intensiv gefärbt erscheinen.

In anderen Fällen beobachtete PFEFFER, dass eine Speicherung des Farbstoffes dadurch hervorgebracht wurde, dass sich unlösliche Verbindungen im Zellsaft bildeten, die entweder in Form feiner Körnchen oder als wohlausgebildete Krystalle auftraten. Die ersteren bestehen nach PFEFFER (V, 234) aus einer Verbindung des Farbstoffes mit Eiweiss und Gerbstoff, für die letzteren ist der die Speicherung bewirkende Stoff, der nach den Untersuchungen von PFEFFER sicher kein Gerbstoff sein kann, noch nicht ermittelt.

Bei Anwendung anderer Farbstoffe, wie z. B. Bismarckbraun, Fuchsin, Gentianaviolett u. a. beobachtete PFEFFER auch im Plasmakörper eine Speicherung, doch fand dieselbe innerhalb der lebenden Zelle niemals im Zellkern oder den Chromatophoren statt; auch wurden im Cytoplasma stets nur ganz bestimmte Partien (Vacuolen, Mikrosomen oder dergl.) gefärbt.

Müssen wir nun aus den obigen Untersuchungen den Schluss ziehen, dass der Plasmakörper für eine grosse Anzahl von Stoffen nur sehr schwer permeabel oder auch ganz impermeabel ist, anderen aber leicht den Durchtritt gestattet, so frägt es sich nun weiter noch, ob wir dem gesammten Plasmakörper ein gleiches osmotisches Verhalten zuschreiben sollen. Wenn nun auch in dieser Hinsicht noch keine absolute Gewissheit erlangt werden konnte, so ist es doch aus verschiedenen Gründen sehr wahrscheinlich, dass durch die den Plasmakörper nach aussen und innen begrenzenden Plasmamembranen der durch denselben stattfindende osmotische Stoffaustausch geregelt wird. So wäre namentlich, wie von PFEFFER hervorgehoben wurde, eine schwere Permeabilität des Plasmakörpers mit dem Wasserreichthum und der lebhaften Beweglichkeit desselben schwer vereinbar.

Begreiflicherweise lässt sich nun aber über die näheren Eigenschaften dieser hypothetischen Plasmamembranen noch kein endgiltiges Urtheil fällen, und es muss zur Zeit auch noch fraglich erscheinen, ob in den Fällen, wo eine deutliche Gliederung des Cytoplasmas in Hyalo- und Polioplasma stattgefunden hat, wir dem gesammten Hyaloplasma die Eigenschaften der Plasmamembran zuschreiben sollen, oder ob nur die äusserste Schicht desselben als solche anzusprechen ist.

Soviel kann aber schon jetzt als sichergestellt gelten, dass die Plasmamembranen nicht einfach in dieselbe Kategorie gehören können, wie die allein durch die abweichende Oberflächenspannung bewirkten Flüssigkeitshäutchen, die sich an der Oberfläche aller Flüssigkeiten bilden; denn wenn dieselben auch in vielen Fällen eine grössere Dichtigkeit besitzen als die Flüssigkeit im Innern, so würde doch das abweichende osmotische Verhalten der Plasmamembranen in dieser Weise keine genügende Erklärung finden. Dem gegenüber dürfte die von Pfeffer begründete Ansicht, nach der die Plasmamembranen gleiche Eigenschaften wie die bereits erwähnten Niederschlagsmembranen besitzen sollen, zur Zeit die grösste Wahrscheinlichkeit für sich haben.

In dieser Beziehung ist nun vor Allem zu berücksichtigen, dass auch künstlich isolirte Plasmapartien die Fähigkeit haben, sich bei der Berührung mit Wasser durch eine mit gleichen osmotischen Eigenschaften ausgestattete Membran gegen dieses abzuschliessen. Man kann dies z. B. leicht beobachten, wenn man Zellen von *Vaucheria* oder *Nitella* im Wasser mit einer Scheere durchschneidet. Man wird dann jedoch finden, dass die entstandenen Plasmabläschen sich durch den allzu starken osmotischen Druck in ihrem Innern alsbald allzusehr ausdehnen und zerplatzen, und es ist desshalb rathsamer, diese Operation in einer mässig concentrirten Zuckerlösung (etwa 2 bis 4%) vorzunehmen, in der Pfeffer die abgerundeten Plasmakugeln sich tagelang im lebensfähigen Zustande erhalten sah. Hat man nun ferner der Zuckerlösung noch einen indifferenten Farbstoff, etwa Eosin oder Methylenblau, zugesetzt, so kann man constatiren, dass diese künstlichen Plasmamembranen für diese Farbstoffe undurchlässig sind, denn sowohl die im Innern enthaltene Flüssigkeit als auch das umgebende Plasma erscheinen vollkommen farblos. Ebenso deutet die Contraction der Plasmabläschen in concentrirteren Lösungen und ihre Ausdehnung in verdünnteren auf ein gleiches osmotisches Verhalten der künstlichen Plasmamembranen mit denen der lebenden Zelle hin.

Da nun diese Membranen, wie Pfeffer (I) zuerst nachgewiesen hat, auch in destillirtem und luftfreiem Wasser zur Ausbildung kommen, so können wir die Bildung der Plasmamembranen allein auf die Berührung des lebenden Plasmas mit Wasser schieben. Es ist nun auch in der That sehr wohl denkbar, dass lediglich durch Wasserzutritt eine Niederschlagsmembran entsteht; es ist dies z. B., wie Traube gezeigt hat, der Fall, wenn man eine Lösung von gerbsaurem Leim in concentrirter Gerbsäure mit Wasser in Berührung bringt, weil eben der gerbsaure Leim in verdünnter Gerbsäurelösung sehr viel weniger löslich ist, als in concentrirter. Wir können nun sehr wohl annehmen, dass auch auf das Cytoplasma das Wasser eine ähnliche Wirkung ausübt und durch Entziehung eines Lösungsmittels die Bildung der Plasmamembran veranlasst. Einer stärkeren Verdickung der Plasmamembran kann dann offenbar vorgebeugt werden, wenn dieselben für das hypothetische Lösungsmittel undurchlässig ist, ebenso wie in dem oben angeführten Falle die Niederschlagsmembran aus gerbsaurem Leim für die Gerbsäure impermeabel ist.

Auf der andern Seite ist nun allerdings auch wohl die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass die Plasmamembran, wie dies neuerdings von Pfeffer (V, 320) ebenfalls als möglich hingestellt wird, einfach durch Verdichtung aus der wasserreichen Masse des Cytoplasma entsteht.

Das hauptsächlichste Hinderniss für eine genauere Untersuchung der mechanischen Eigenschaften der Plasmamembranen bildet wohl der Umstand, dass dieselben in der lebenden Zelle sowohl, wie in den künstlich isolirten Plasmabläschen, solange diese noch nicht unter schädlichen Einflüssen gelitten haben, stets mit Material in Berührung stehen, das zur Vergrösserung derselben dienen kann und dass dieselben mithin, auch wenn sie nur eine geringe Dehnbarkeit besitzen sollten, jeder Dehnung ähnlich wie ein zähflüssiger Körper folgen können, indem eben das bei der geringsten Dehnung eintretende Intussusceptionswachsthum ein Zerreissen verhindert.

Immerhin machen es einige Beobachtungen von Pfeffer (I, 137) wahrscheinlich, dass die Plasmamembranen die Eigenschaften eines festen oder zum mindesten sehr zähflüssigen Körpers besitzen und durch geringe Dehnbarkeit ausgezeichnet sind. Der genannte Autor beobachtete nämlich, dass die künstlichen Plasmamembranen, wenn sie durch Zusatz geringer Säuremengen oder durch mehrere Tage langen Aufenthalt in Zuckerlösung ihre Wachsthumsfähigkeit verloren haben, nach dem Uebertragen in eine weniger conc. Lösung alsbald in derselben Weise zerreissen, wie feste Membranen, und zwar trat dies Zerreissen auch ein, wenn eine 20 proc. Zuckerlösung nur um ¼% verdünnt wurde. Ferner liess sich bei Anwendung gefärbter Lösungen sogar das Eindringen derselben von einer Stelle (der Rissstelle) aus, beobachten. Es verdient dieser Umstand um so mehr Beachtung, als das Verhalten dieser Plasmamembranen gegen Farbstoffe, die auch in diesem Stadium im Allgemeinen nicht aufgenommen werden, zeigt, dass das osmotische Verhalten sich in denselben noch nicht erheblich geändert hat. Immerhin können diese Beobachtungen aber keinen unzweifelhaften Schluss auf die Consistenz der Plasmamembran der lebenden Zellen gestatten.

Schliesslich bleibt nun noch die Frage zu erörtern, ob sich die innere und äussere Plasmamembran vollkommen gleich verhalten, eine Frage, die Pfeffer noch unentschieden lassen musste, während de Vries (I) neuerdings eine Anzahl von Beobachtungen mitgetheilt hat, aus denen unzweifelhaft hervorgeht, dass die innere Plasmamembran gegen schädliche Einflüsse, wie namentlich die längere Einwirkung verschiedener Salze und eine allmähliche Erhöhung der Temperatur, eine bedeutend grössere Resistenzfähigkeit besitzt, als die äussere Plasmamembran und das übrige Cytoplasma, und dass jene in ihrem osmotischen Verhalten noch vollkommen ungeändert sein kann, wenn bereits der gesammte übrige Theil des Plasmakörpers, Zellkern und Chromatophoren mit eingerechnet, getödtet ist.

Es lässt sich dies am besten durch Eintragen von *Spirogyra* in eine 10 proc. Kalisalpeterlösung demonstriren, der etwas Eosin zugesetzt ist: durch diese conc. Lösung wird der gesammte Plasmakörper bis auf die Vacuolenwandung in den meisten Fällen sofort getödtet, was sich aus der Rothfärbung desselben, die namentlich an dem Zellkern und den Chromatophoren deutlich sichtbar ist, ergiebt. Dahingegen bleibt die Vacuolenwandung farblos und auch impermeabel für Eosin, so dass selbst nach mehreren Tagen der Zellsaft noch vollkommen ungefärbt erscheint.

Ebenso ist nun die in dieser Weise isolirte Vacuolenwand selbst für die durch andere Membranen verhältnissmässig leicht diosmirenden neutralen Salze, wie z. B. Kalisalpeter, zunächst vollkommen undurchlässig und wird erst nach tagelangem Verweilen in den betreffenden Lösungen allmählich permeabel für dieselben. Schneller tritt jedoch diese Permeabilität ein, wenn der betreffenden Lösung ganz geringe Mengen von Säuren oder anderen in stärkerer Concentration auf die Lebensfähigkeit der Zelle schädlich wirkenden Stoffen zugesetzt werden. Die Vacuolenwand bleibt aber nach Einwirkung dieser Substanzen zunächst noch impermeabel für die meisten Farbstoffe, lässt jedoch auch diese bei längerer Einwirkung der betreffenden Stoffe ganz allmählich hindurchtreten.

Der Umstand, dass diese Aenderungen in dem Verhalten der Vacuolenwandung ganz langsam eintreten, beweist unzweifelhaft, dass nicht etwa durch Bildung von Rissen die Durchlässigkeitsverhältnisse derselben verändert werden und dass wir es hier wirklich noch mit osmotischen Erscheinungen zu thun haben.

Von Interesse ist ferner noch, dass die isolirte Vacuolenwand auch dann, wenn sie schon an Permeabilität zugenommen hat, stets noch eine vollkommen glatte Oberfläche behält und bei Schwankungen in der Concentration der umgebenden Flüssigkeit sich in entsprechender Weise auszudehnen und zusammenzuziehen vermag. Daraus, dass die Vacuolenwand auch im contrahirten Zustande vollkommen gespannt erscheint und niemals eine Faltenbildung an derselben beobachtet wird, folgert nun DE VRIES, dass wir es bei derselben stets mit einer gespannten Membran zu thun haben, die sich, wenn die Concentration der Aussenflüssigkeit erhöht wird, elastisch zusammenzieht. Demgegenüber wies jedoch PFEFFER (X) darauf hin, dass nach dieser Annahme z. B. bei dem Anschneiden einer *Nitella*-Zelle die Wandung der grossen inneren Vacuole sich sofort elastisch zusammenziehen müsste, was aber in Wirklichkeit nicht erfolgt. Allerdings lässt sich nun auf der anderen Seite über die von PFEFFER (I, 144) bereits früher gegebene Erklärung, die eine minimale Spannung der Plasmamembran und eine Lösung der nach innen gelegenen Membranelemente bei der geringsten Verdickung derselben voraussetzt, bei dem gänzlichen Mangel irgendwelcher auf beweiskräftigen Beobachtungen beruhender Anhaltspunkte zur Zeit noch kein Urtheil fällen.

Schliesslich will ich jedoch noch besonders hervorheben, dass wenn auch das gleiche osmotische Verhalten der von DE VRIES isolirten Vacuolenwandungen mit dem des unveränderten Plasmakörpers dafür spricht, dass wir es bei jener nicht mit einem pathologischen Kunstprodukt zu thun haben, dennoch zwingende Beweise gegen die letztere Annahme zur Zeit nicht erbracht werden können. Noch weniger scheint mir aber durch die Untersuchungen von DE VRIES und WENDT (cf. pag. 607) ein unzweifelhafter Beweis dafür geliefert zu sein, dass die dem Zellsaft zugekehrte Plasmamembran, die von DE VRIES als Tonoplast (von τόνος Spannung, Turgor) bezeichnet wird, in der That eine gleiche Selbständigkeit besitzt, wie der Zellkern und die Chromatophoren und, wie diese, ausschliesslich durch Wachsthum und Theilung, niemals aber durch Neubildung vermehrt wird. Auch die im folgenden Kapitel zu besprechenden Aggregationserscheinungen können nicht als Beweis für eine solche Annahme gelten.

Kapitel 5.

Die Aggregation.

Die Aggregation wurde in den Drüsenhaaren von *Drosera rotundifolia* und einigen anderen insectivoren Pflanzen, bei denen sie in Folge chemischer und mechanischer Reize auftritt, von CH. DARWIN entdeckt. Aber erst durch H. DE VRIES (IV), der dieselbe an den Drüsenhaaren von *Drosera rotundifolia*, bei denen die Aggregation am besten nach einer Fütterung mit geringen Eiweissmengen, Blattläusen oder dergl. zu beobachten ist, eingehend untersuchte, wurde eine richtige Deutung der bei der Aggregation zu beobachtenden Erscheinungen angebahnt.

Dieselbe beginnt nun nach den Untersuchungen des letztgenannten Autors damit, dass in den gereizten Zellen, in denen sich zuvor der Plasmakörper ganz oder wenigstens fast ganz in Ruhe befand, lebhafte Plasmaströmungen eintreten und gleichzeitig eine wiederholte Theilung der grossen centralen Vacuole stattfindet. Diese kann auf diese Weise schliesslich in eine ganz beträchtliche Anzahl kleiner Vacuolen zerklüftet werden, die durch die an Lebhaftigkeit immer mehr zunehmenden Plasmaströmungen mit ziemlicher Schnelligkeit in der Zelle herumgeführt werden und häufig auch wieder mit einander verschmelzen können. Ausserdem findet nun aber im weiteren Verlauf der Aggregation auch eine starke Contraction der Vacuolen statt, die namentlich dann, wenn dieselben lebhaft rothgefärbt sind, gut zu beobachten ist. Es bleibt nämlich bei dieser Contraction stets der gesammte Farbstoff in den Vacuolen zurück. Dasselbe gilt nach den Untersuchungen von de Vries auch von der in den Vacuolen enthaltenen Gerbsäure und von dem alsbald noch näher zu besprechenden Proteïnstoffe.

Es lässt sich zur Zeit noch nicht entscheiden, ob die Contraction der Vacuolen nur auf einer Wasserabgabe beruht oder ob gleichzeitig mit derselben ein Austritt von Stoffen, die vorher im Zellsaft gelöst waren, stattfindet. Immerhin ist das letztere wahrscheinlicher, da nach de Vries bei den Zellen der gereizten und ungereizten Drüsenhaare, die Plasmolyse ungefähr in gleich concentrirten Lösungen (2—3% NO_3K) beginnt. Da jedoch bei der Ungenauigkeit der angewandten Methode kleine Turgorschwankungen nicht ausgeschlossen sind, bleibt doch auch die Annahme möglich, dass nur eine Ausscheidung von Wasser aus den Vacuolen stattfindet, es muss dann allerdings, da natürlich innerhalb und ausserhalb der Vacuolenwand osmotisches Gleichgewicht bestehen muss, in dem Plasmakörper durch chemische Umsetzungen eine Vermehrung der wasserziehenden Kraft stattgefunden haben.

Jedenfalls scheint mir aber die Annahme von de Vries, dass bei der Aggregation eine Isolirung der Vacuolenwand von der übrigen Masse des Plasmakörpers stattfinden soll, nicht durch seine Beobachtungen bewiesen zu sein; vielmehr dürfte die Auffassung von Pfeffer (V, 323 Anm.), nach der bei der Aggregation einfach eine Quellung des Plasmakörpers stattfindet, um so mehr berechtigt erscheinen, als von dem zuletzt genannten Autor auch Strömungen zwischen dem wandständigen Plasma und der Vacuolenwand und längs der letzteren beobachtet wurden.

Schliesslich will ich noch eine Erscheinung erwähnen, die ebenfalls an den Zellen der Drüsenhaare von *Drosera* zu beobachten ist, die aber, wie von de Vries zuerst klar dargelegt wurde, mit dieser in keiner direkten Beziehung steht. Es sind dies die eigenartigen Fällungen, die namentlich durch Ammonsalze in diesen Zellen hervorgerufen werden. Dieselben treten zuerst in Form sehr kleiner Kügelchen auf, verschmelzen aber allmählich zu grösseren Körnchen, die auch den gesammten Farbstoff in sich aufnehmen und festen Aggregatzustand besitzen, wie aus der Bildung der Risse hervorgeht, die, wenn mit dem Deckglas ein Druck auf dieselben ausgeübt wird, an ihnen auftreten.

Es bestehen diese Kugeln, die übrigens von Ch. Darwin (I) auch innerhalb vieler nicht reizbarer Organe auf Zusatz von Ammoniumcarbonat beobachtet wurden, jedenfalls hauptsächlich aus Proteïnstoffen und Gerbstoffen. Sie sind, wie von Pfeffer (V, 239) gezeigt wurde, identisch mit den körnigen Fällungen, die bei verschiedenen Pflanzen nach dem Eintragen derselben in eine verdünnte Lösung von Methylenblau beobachtet werden (cf. pag. 687).

Dass dieser Niederschlag mit der Aggregation direkt nicht zusammenhängt, geht übrigens auch daraus hervor, dass derselbe unterbleibt, wenn der Reiz auf die Drüsenhaare durch Eiweiss oder durch sehr verdünnte Lösungen von Ammoniumcarbonat ausgeübt wird.

Kapitel 6.

Mechanik der Zelle.

Nachdem wir bereits das osmotische Verhalten der Zellmembran und des Cytoplasmas kennen gelernt haben, ist es nun leicht, einen Einblick in die Mechanik der Pflanzenzelle zu gewinnen. Es leuchtet sofort ein, dass zwischen dieser und dem von Pfeffer zu seinen osmotischen Untersuchungen benutzten Apparate eine grosse Uebereinstimmung besteht; und zwar entspricht dem Thoncylinder des Pfeffer'schen Apparates in der Pflanzenzelle die Cellulosemembran, da beide bei grosser Festigkeit durch leichte Permeabilität ausgezeichnet sind. Ferner wird die Niederschlagsmembran des Pfeffer'schen Apparates in der Zelle durch den Plasmakörper, resp. die beiden denselben begrenzenden Plasmamembranen, die, wie jene, allein für die Stoffaufnahme und Stoffabgabe ausschlaggebend sind, repräsentirt. Endlich wirkt sowohl der Inhalt des Pfeffer'schen Apparates wie der in der Zelle enthaltene Zellsaft wesentlich durch seine wasseranziehende Kraft.

Da nun die Zellmembran, wie wir sahen, grosse Spannungen ohne Zerreissung auszuhalten vermag, und auf der anderen Seite die Plasmamembran vielen Stoffen gegenüber durch grosse Impermeabilität ausgezeichnet ist, so leuchtet es ein, dass, wenn im Zellsaft Stoffe von hoher osmotischer Wirksamkeit enthalten sind, auch ein hoher hydrostatischer Druck innerhalb der Zellen zu Stande kommen kann. So ist denn auch in der That in den meisten — vielleicht in allen lebenden Pflanzenzellen, wenn dieselben mit genügenden Wassermengen in Berührung stehen — ein den Atmosphärendruck mehr oder weniger übersteigender hydrostatischer Druck vorhanden, der bei den verschiedensten Lebenserscheinungen der Pflanzen eine Rolle spielt und allgemein als Turgor bezeichnet wird.

Da nun die Grösse der Turgorkraft — die Impermeabilität der Plasmamembran für die in Frage kommenden Stoffe vorausgesetzt — lediglich von der wasseranziehenden Kraft des Zellsaftes abhängt, so muss man den Turgor offenbar vollkommen aufheben können, wenn man eine beliebige Zelle in eine Flüssigkeit einträgt, die eine gleich grosse Anziehung auf das Wasser ausübt, wie der in jener enthaltene Zellsaft. In diesem Falle ist dann also die Spannung der Membran vollkommen verschwunden, und der Plasmakörper liegt dieser nur noch lose an. Wird dann aber die Concentration der Aussenflüssigkeit noch mehr gesteigert, so muss sich offenbar der Plasmakörper von der Zellmembran loslösen, und er kann sich sogar innerhalb derselben bei genügender Concentration der umgebenden Lösung vollkommen zur Kugel abrunden oder auch bei langgestreckten Zellen in mehrere kugelförmige Körper zerfallen.

Man kann nun eine solche Aufhebung des Turgors, die auf Vorschlag von H. de Vries gewöhnlich als Plasmolyse bezeichnet wird, durch die verschiedenartigsten unschädlichen wasseranziehenden Flüssigkeiten bewirken, am besten eignen sich aber nach de Vries dazu die Lösungen neutraler Alkalisalze wie Salpeter, Chlornatrium u. dergl. Werden diese Substanzen nachher wieder ausgewaschen, so legt sich der Plasmakörper der Zellmembran wieder vollständig an, und es wird auch durch die Plasmolyse, wenn sie nicht zu plötzlich eintritt und nicht zu concentrirte Salze angewendet werden, die Lebensfähigkeit der betreffenden Zellen nicht beeinträchtigt.

Abweichend verhält sich dagegen die durch concentrirtere Salze bewirkte Plasmolyse, bei der, wie bereits pag. 689 erwähnt wurde, alle Theile des Plasmakörpers mit Ausnahme der Vacuolenwand sofort getödtet werden. Diese Erscheinung wird von de Vries als anormale Plasmolyse bezeichnet.

1. Analyse der Turgorkraft.

Um den Antheil, den die verschiedenen im Zellsafte gelösten Stoffe an der Hervorbringung der Gesammtturgorkraft haben, genau bestimmen oder mit anderen Worten eine »Analyse der Turgorkraft« ausführen zu können, wurde von H. de Vries (II) eine Reihe von werthvollen Untersuchungen angestellt, auf die wir jetzt etwas näher eingehen wollen.

Zuvor mag jedoch noch einmal hervorgehoben werden, dass, wie bereits pag. 669 nachgewiesen wurde, für nicht diosmirende Verbindungen die Grösse der bei genügendem Wasservorrath erreichbaren Maximaldruckhöhe von den Eigenschaften der osmotisch wirksamen Membran, namentlich dem Filtrationswiderstand derselben, unabhängig ist, und somit auch direkt als Maass für die wasseranziehende Kraft der betreffenden Substanzen verwendet werden kann.

Da nun der Plasmakörper, so lange er noch vollständig unversehrt ist, für die meisten Substanzen vollständig impermeabel ist, so können die pflanzlichen Zellen offenbar sehr gut zur Bestimmung dieser Grösse verwandt werden, und es hat denn auch de Vries nach zwei verschiedenen Methoden relativ sehr genaue Bestimmungen dieser Art ausführen können.

Die erstere derselben, die »plasmolytische Methode«, beruht darauf, dass dann, wenn der Plasmakörper eben anfängt sich von der Membran zurückzuziehen, die wasseranziehende Kraft des Zellsaftes und der Aussenflüssigkeit offenbar nahezu gleich gross sein muss, dass mithin nach der pag. 670 erwähnten Terminologie die beiden Flüssigkeiten isotonische Concentrationen besitzen müssen. Dasselbe gilt ferner auch für zwei verschiedene Salzlösungen, wenn sie bei gleichartigen Zellen in gleicher Weise den Beginn der Plasmolyse bewirken, dieselben müssen dann offenbar ebenfalls unter einander isotonisch sein. In dieser Weise können also alle diejenigen Substanzen, die nicht verändernd auf das osmotische Verhalten des Plasmakörpers einwirken, mit einander verglichen werden.

Die zweite der von de Vries angewandten Methoden, die »Methode der Gewebespannung«, gründet sich darauf, dass bei lebhaft wachsenden Sprossgipfeln in Folge der starken Turgorkraft der Markzellen, die nach aussen zu liegenden mechanischen Zellen sich in stark gedehntem Zustande befinden, so dass bei der Spaltung eines solchen Sprossgipfels, die einzelnen Streifen sich krümmen und mehr oder weniger uhrfederartig aufrollen. Es leuchtet ein, dass diese Krümmungen um so stärker sein müssen, je stärker die Turgorkraft der Markzellen ist, dass dieselben auf der anderen Seite um so mehr abnehmen müssen, je mehr man den hydrostatischen Druck durch Eintragen in Salzlösungen vermindert. Es wurde nun auch in diesem Falle für verschiedene Substanzen diejenige Concentration bestimmt, bei der eine Abnahme dieser Krümmungen gerade anfing. Offenbar mussten die hierzu nöthigen Lösungen unter einander ebenfalls isotonische Concentrationen besitzen. Im Allgemeinen ist diese Methode übrigens mit viel grösseren Fehlerquellen behaftet.

Sämmtliche zu untersuchende Stoffe wurden nun zunächst in ihrer osmotischen Wirkung mit dem Kalisalpeter verglichen und es wurde für jede derselben die isotonische Salpeterlösung, »der Salpeterwerth«, bestimmt.

Um nun aber in dieser Hinsicht zu einfacheren Beziehungen zu gelangen, ist es ferner nothwendig, die Concentration der verschiedenen Lösungen nicht in Procenten auszudrücken, sondern nach der relativen Anzahl der in gleichen Volumen der Lösung enthaltenen Molekeln des betreffenden Stoffes. Dies kann am einfachsten in der Weise geschehen, dass man angiebt, wie oft in einem Liter der betreffenden Lösung das Moleculargewicht der verschiedenen Substanzen in Grammen enthalten ist.

Bei einer derartigen Bezeichnungsweise der Concentration ergiebt sich nun, dass Lösungen chemisch verwandter Körper, wie z. B. alle Alkalisalze mit einem Atom Alkali in der Molekel, bei gleichen Concentrationen auch gleiche oder nahezu gleiche wasseranziehende Kraft besitzen, und dass die wasseranziehenden Kräfte chemisch verschiedener Substanzen, wie z. B. die der Salze der Alkalien und der Erdalkalimetalle, zu einander in einem Verhältniss stehen, dass sich jedenfalls nahezu durch kleine ganze Zahlen ausdrücken lässt. de Vries bezeichnet nun als isotonischen Coëfficienten einer Substanz diejenige Zahl, welche die Grösse der wasseranziehenden Kraft derselben angiebt, verglichen mit derjenigen einer gleich concentrirten Lösung von Salpeter, dessen isotonischen Coëfficienten er aber, um lauter ganze Zahlen zu erhalten, gleich 3 setzte. Wenn somit z. B. Rohrzucker den isotonischen Coëfficienten 2 hat, so besagt dies, dass eine Lösung von Rohrzucker eine $\frac{2}{3}$ mal so grosse wasseranziehende Kraft besitzt, wie eine gleich concentrirte Salpeterlösung und folglich eine Zuckerlösung $\frac{3}{2}$ mal so concentrirt sein muss, als eine Lösung von Salpeter, um eine gleiche osmotische Leistung, wie diese, hervorzubringen.

de Vries unterscheidet nun 6 verschiedene Gruppen von Verbindungen, die unter sich gleiche isotonische Coëfficienten besitzen.

	Isot. Coëffic.
1. Organische metallfreie Verbindungen und freie Säuren	2
2. Salze der Erdalkalien mit je einer Atomgruppe der Säure in der Molekel	2
3. Salze der Erdalkalien mit je zwei Atomgruppen der Säure in der Molekel	4
4. Salze der Alkalimetalle mit je 1 Atom Alkali in der Molekel . . .	3
5. „ „ „ „ „ 2 „ „ „ „ „ . . .	4
6. „ „ „ „ „ 3 „ „ „ „ „ . . .	5

Es hat offenbar nach dieser Tabelle jede Säure und jedes Metall in allen Verbindungen denselben partiellen isotonischen Coëfficienten und es ist der isotonische Coëfficient eines Salzes der Summe der partiellen Coëfficienten der constituirenden Bestandtheile gleich; und zwar sind die partiellen isotonischen Coëfficienten für

1 Atomgruppe einer Säure	2,
1 Atom eines Alkalimetalles	1,
1 Atom eines Erdalkalimetalles	0.

Es lässt sich nun übrigens zur Zeit noch nicht mit genügender Sicherheit entscheiden, ob die zu ganzen Zahlen abgerundeten isotonischen Coëfficienten wirklich als die richtigen zu betrachten sind; in einigen Fällen ergeben doch auch die Untersuchungen von de Vries nicht unbeträchtliche Abweichungen von diesen Werthen, wie aus der folgenden Tabelle, in der die von de Vries nach der plasmolytischen und nach der Gewebespannungs-Methode ermittelten isotonischen Coëfficienten, wie sie sich direkt als Mittelwerthe aus den Versuchen ergaben, zusammengestellt sind, wobei jedoch zu berücksichtigen ist, dass die nach der plasmolytischen Methode gewonnenen Resultate grössere Genauigkeit beanspruchen können. Die Substanzen sind in dieser Tabelle nach den oben erwähnten Gruppen geordnet. Um schliesslich auch aus der nach Procenten angegebenen Concentration der Lösungen der verschiedenen Substanzen ein Urtheil über deren osmotische Wirksamkeit zu erleichtern, sind in der dritten Columne die von de Vries (II, 537) berechneten Salpeterwerthe der 1 % Lösungen der verschiedenen Substanzen angegeben.

Gruppe.		Isot. Coëff. n. d. Plasmolyt. Meth.	Isot. Coëff. n. d. Gewebesp.-Meth.	Salpeterwerth der $1^0\|_0$ Lösung.
IV.	Salpetersaures Kalium	— 3	—	0,099
I.	Invertzucker	1,88	1,84	0,037
„	Rohrzucker	1,88	1,84	0,0195
„	Aepfelsäure	1,98	—	0,050
„	Weinsäure	2,02	—	0,044
„	Citronensäure	2,02	—	0,035
II.	Aepfelsaures Magnesium	1,88	1,63	0,043
„	Schwefelsaures Magnesium	1,96	1,78	0,056
III.	Citronensaures Magnesium	3,88	3,53	0,030
„	Chlormagnesium	4,33	—	0,140
„	Chlorcalcium	4,33	—	0,120
IV.	Salpetersaures Natrium	3,0	—	0,118
„	Chlorkalium	3,0	2,84	0,134
„	Chlornatrium	—	3,05	0,171
„	Chlorammonium	3,0	—	0,187
„	Essigsaures Kalium	3,0	—	0,102
„	Zweifachsaures citronensaures Kalium	3,05	—	0,077
V.	Oxalsaures Kalium	—	3,93	0,080
„	Schwefelsaures Kalium	3,9	3,92	0,077
„	Einfachsaures phosphorsaures Kalium	—	3,96	0,077
„	Weinsaures Kalium	—	3,99	0,059
„	Aepfelsaures Kalium	—	4,11	0,063
„	Einfachsaures citronensaures Kalium	4,08	—	0,050
VI.	Citronensaures Kalium	5,01	4,74	0,054

Sollte sich nun auch vielleicht in Zukunft bei noch weiterer Vervollkommnung der Untersuchungsmethoden herausstellen, dass die isotonischen Coëfficienten in Wirklichkeit keine ganze Zahlen sind und dass keine ganz so einfachen Beziehungen zwischen der chemischen Zusammensetzung und der wasseranziehenden Kraft bestehen, so steht doch schon jetzt fest, dass die zu ganzen Zahlen abgerundeten isotonischen Coëfficienten eine für die meisten physiologischen Fragen vollkommen ausreichende Genauigkeit besitzen und namentlich mit grossem Vortheil bei der Analyse der Turgorkraft benutzt werden können.

In dieser Hinsicht wurde nun ebenfalls durch die Untersuchungen von H. de Vries (II, 538) constatirt, dass in den wachsenden Organen der Phanerogamen stets organische Säuren und deren Salze einen ganz wesentlichen Antheil an der Hervorbringung der Turgorkraft haben und gewöhnlich ungefähr die Hälfte derselben liefern. Dahingegen ist der Gehalt an Glycose in den verschiedenen untersuchten Pflanzentheilen ein sehr wechselnder. Bald ist dieselbe nur in minimaler Menge vorhanden, wie z. B. in den Blättern von *Solanum tuberosum,* in denen nach de Vries nur 4,9 % der Gesammtturgorkraft auf Glycose zurückzuführen sein soll, bald ist sie in ganz ansehnlicher Menge vorhanden, so dass sie über 20 % der Turgorkraft hervorbringt; in den Blattstielen von *Heracleum sphondylium* soll die Glycose sogar 50 % und in den Blumenblättern von *Rosa* 80% der Gesammtturgorkraft liefern. Anorganische Salze spielen dagegen bei der Turgorkraft meist nur eine sehr untergeordnete Rolle; nur ausnahmsweise, wie z. bei den Salz- und Schuttpflanzen, ist auf Natriumchlorid oder Salpeter ein beträchtlicher Theil der Turgorkraft zurückzuführen.

2. Die absolute Grösse der Turgorkraft.

Die ersten genaueren Bestimmungen über die absolute Grösse der Turgorkraft rühren von PFEFFER (IX, und XI, 3) her, der an verschiedenen reizbaren Organen mit Hilfe eines Hebeldynamometers diesbezügliche Messungen vornahm. Der genannte Autor fand den höchsten Werth für die Expansionskraft in den Bewegungsgelenken von *Phaseolus vulgaris*, bei denen nach seinen Berechnungen in den auf der convexen Seite gelegenen Zellen ein Ueberdruck von 5 Atmosphären und wohl mindestens eine Turgorkraft von 7 Atmosphären vorhanden sein muss.

An jungen wachsenden Blüthenstengeln verschiedener Pflanzen wurden sodann von H. DE VRIES (III, 118) einige diesbezügliche Bestimmungen in der Art ausgeführt, dass dasjenige Gewicht bestimmt wurde, welches erforderlich war, um die zuvor plasmolysirten Sprosse auf diejenige Länge auszudehnen, die sie im turgescenten Zustande besassen. DE VRIES fand, dass hierzu eine Spannkraft von 3—6½ Atmosphären nothwendig war. Nach derselben Methode an Blattstielen von *Phoeniculum officinale* ausgeführte Untersuchungen von AMBRONN (II, 59) ergaben sogar eine Turgorkraft von 9—12 Atmosphären.

In abweichender Weise wurde sodann von WESTERMAIER (II, 378) die Grösse der Turgorkraft an den mit relativ schwach concentrirtem Zellsaft versehenen Zellen des Hypoderms von *Peperomia*-Blättern bestimmt. Der genannte Autor verfuhr zu diesem Zwecke in der Weise, dass er für Scheiben von bestimmtem Querschnitt die zum Beginn des Collapsus der Zellen nothwendige Belastung festzustellen suchte. Offenbar muss in diesem Momente die durch die Belastung hervorgebrachte Spannung der zuvor durch den Turgor bewirkten Spannung gleich geworden sein. WESTERMAIER fand auf diese Weise, dass auch in diesen Zellen die immerhin nicht unbeträchtliche Turgorkraft von 3—4 Atmosphären vorhanden ist.

Schliesslich kann nun aber auch aus der Concentration des Zellsaftes, resp. dem Salpeterwerthe desselben, auf die absolute Grösse der in den betreffenden Zellen herrschenden Turgorkraft geschlossen werden; nur ist es natürlich zu diesem Zwecke nothwendig, die absolute Grösse der wasseranziehenden Kraft irgend einer bestimmten Lösung zu kennen. Durch Vergleichung der direkt bestimmten Druckkräfte mit den Salpeterwerthen des in den betreffenden Zellen enthaltenen Zellsaftes fand nun DE VRIES (II, 527), dass eine Lösung von 0,1 Aeq. Salpeter, die ungefähr gleiche Concentration besitzt, wie eine 1% Lösung, annähernd einen Druck von 3 Atmosphären hervorzubringen im Stande ist. Aehnliche Resultate berechnete DE VRIES übrigens auch aus den von PFEFFER mit den Niederschlagsmembranen von Ferrocyankupfer angestellten Versuchen.

Mögen nun aber immerhin die Versuchsfehler bei diesen Bestimmungen noch mindestens ½—1 Atmosphäre betragen, so steht doch soviel schon jetzt fest, dass mit Hilfe der isotonischen Coëfficienten wenigstens eine annähernde Bestimmung der absoluten Grösse der Turgorkraft relativ leicht ausgeführt werden kann. So wurde denn auch bereits von WIELER (I, 77) eine solche Bestimmung an den Zellen des Cambiums ausgeführt, in denen noch weit grössere Druckkräfte zur Wirkung kommen müssen, als in den bisher besprochenen Fällen. Wieler berechnete nämlich aus seinen Versuchen die Turgorkraft in den Jungholzzellen von *Pinus silvestris* zu 13—16, in denen von *Populus nigra* zu 14 bis 15 Atmosphären; eine noch grössere Turgorkraft konnte aber in den Markstrahlzellen nachgewiesen werden: dieselbe betrug bei *Pinus silvestris* 13—21, bei *Populus nigra* 16—21 und bei *Picea excelsa* 13—15 Atmosphären. Diese hohen Werthe für die Turgorkraft der Cambiumzellen stehen übrigens im Einklange mit älteren Bestimmungen von Krabbe (II), durch welche in direkter Weise nachgewiesen wurde, dass im Cambium selbst bei einem äusseren Drucke von über 15 Atmosphären noch Wachsthum stattfindet.

Ich will jedoch noch hervorheben, dass bei den Versuchen von Wieler als Vergleichsflüssigkeit Glycerin angewandt wurde, dessen isotonischer Coëfficient empirisch noch nicht bestimmt wurde und nur der de Vries'schen Hypothese entsprechend gleich 2 angenommen wurde, ein Werth, der ja immerhin grosse Wahrscheinlichkeit für sich hat, aber doch noch der experimentellen Bestätigung bedarf.

Besondere Beachtung verdienen schliesslich einige Bestimmungen, die Hilburg (I) nach der soeben beschriebenen Methode unter Anwendung von Salpeterlösung an den Bewegungsgelenken der Bohnenblätter ausgeführt hat. Auffallender Weise konnte Hilburg bei den nyctitropischen Bewegungen derselben keine Turgorschwankungen constatiren, so dass mit Rücksicht auf die bereits erwähnten Messungen von Pfeffer nur die Annahme möglich bleibt, dass der Reizzustand mit dem Zerschneiden der Gelenke aufgehoben wird. Dahingegen hat nun Hilburg in den geotropisch oder heliotropisch gekrümmten Gelenken in der angegebenen Weise Turgorschwankungen constatiren können, die sich auf ca. 3 Atmosphären belaufen müssen, da der Unterschied in der Concentration der zur Plasmolyse nothwendigen Salpeterlösungen sich auf ca. 1 § belief. Die Gesammtturgorkraft beträgt übrigens in diesen Bewegungsgelenken nach den Untersuchungen von Hilburg ungefähr 10—12 Atmosphären.

3. Turgor und Wachsthum.

Es wurde bereits pag. 647 und 651 darauf hingewiesen, dass zwischen dem Wachsthum und der Turgorkraft jedenfalls eine direkte Beziehung besteht und dass, abgesehen von dem Wachsthum der Pollenschläuche, kein Fall mit Sicherheit nachgewiesen ist, in dem ein Wachsthum der Zelle ohne Mitwirkung des Turgors stattfände. Auf der andern Seite sahen wir aber auch, dass es zum mindesten höchst unwahrscheinlich ist, dass das Flächenwachsthum der Zellmembran einfach eine direkte Folge der Turgorspannung sei, dass vielmehr ganz wahrscheinlich die durch den Turgor bewirkte Dehnung nur das Intussusceptionswachsthum der Zellmembran erleichtert. Wir wollen nun in diesem Kapitel noch kurz auf die näheren Beziehungen zwischen der Turgorkraft und dem Wachsthum eingehen.

In dieser Hinsicht verdienen zunächst die an verschiedenen Blüthenstielen angestellten Untersuchungen von de Vries (III, 90) besonders hervorgehoben zu werden, aus denen hervorgeht, dass bei diesen das Wachsthumsmaximum mit dem Maximum der durch den Turgor ausgeübten Dehnung, die in einfacher Weise durch die bei der Plasmolyse eintretende Verkürzung gemessen werden kann, wenigstens nahezu zusammenfällt. Es wurden bei diesen Versuchen auf die betreffenden Blüthenstiele Tuschstriche, die 20 Millim. von einander entfernt waren, aufgetragen und dann zunächst nach einiger Zeit das Längenwachsthum der einzelnen Längszonen bestimmt; dann wurden die Blüthenstiele durch Einlegen in Salzlösung plasmolysirt und darauf wieder die Länge der Partialzonen gemessen. Zur Demonstration dieser Verhältnisse mag die folgende Tabelle, die der Arbeit von DE VRIES (III, 96) entnommen ist, dienen. Dieselbe bezieht sich auf einen Blüthenstiel von *Butomus umbellatus* und zwar sind die einzelnen Zonen vom Gipfel aus numerirt.

Zone.	Partialzuwachs nach 12 stünd. Wachsthum.	Verkürzung nach der Plasmolyse.
I	5,4	2,4
II	5,8	2,2
III	3,8	1,9
IV	1,3	1,3
V	0,4	0,7
VI	0,0	0,3
VII	0,0	0,3
VIII	0,0	0,1

Ich will jedoch an dieser Stelle bemerken, dass von KRABBE (I, 69) gegen die Beweiskraft dieser Versuche Bedenken erhoben wurden, weil DE VRIES die benutzten Blüthenstiele, um denselben die grösstmögliche Turgescenz zu geben, sofort nach der Calibrirung ganz unter Wasser tauchte und somit bei der Bestimmung der Wachsthumsgrösse auch die durch die Erhöhung des Turgors bewirkte Ausdehnung mitmessen musste. Wie nun aber ein Blick auf die obige Tabelle lehrt, kann doch über die Lage des Wachsthumsmaximums in diesem Falle kein Zweifel sein, da ja die Wachsthumsverlängerung die gesammte Turgorausdehnung bei weitem übertrifft.

Offenbar kann die ungleiche Turgorausdehnung in wachsenden Pflanzentheilen entweder die Folge ungleicher Dehnbarkeit oder ungleicher Turgorstärke sein. Aus einigen Versuchen von DE VRIES (III, 114), bei denen plasmolysirte Sprosse künstlich gedehnt wurden, folgt jedoch, dass in der That das Maximum der Dehnbarkeit ungefähr mit dem Maximum der Turgorausdehnung zusammenfällt; später wurde auch von demselben Autor durch Bestimmung der isotonischen Concentration des Zellsaftes der direkte Nachweis geliefert, dass die Turgorkraft in wachsenden Blüthenstielen nahezu in allen Theilen gleich gross ist (cf. DE VRIES II, 557).

Noch deutlicher als in dem bisher betrachteten Falle geht nun übrigens der Einfluss der Turgorkraft auf die Grösse des Wachsthums aus einigen weiteren Versuchen von DE VRIES (III, 56) hervor, bei denen durch Salzlösungen von verschiedener Concentration die Turgorkraft vermindert wurde; es zeigt sich bei diesen ganz entsprechend und sogar nahezu proportional der Zunahme der Concentration eine Abnahme des Wachsthums.

Demgegenüber folgert nun aber KRABBE (I, 70) aus seinen Untersuchungen über die Gefässbildung, dass hier nothwendig actives Wachsthum der Zellmembran stattfinden muss. Leider sind jedoch die hier in Frage kommenden Verhältnisse so complicirt und machen so viele zumeist rein hypothetische Annahmen nothwendig, dass es mir zur Zeit noch nicht möglich erscheint, in dieser Hinsicht ein sicheres Urtheil zu fällen; besonders scheint mir aber die Möglichlichkeit, dass die Membranen der jungen Splintzellen eine verschiedene Dehnbarkeit besitzen, keineswegs ausgeschlossen, *a priori* wohl ebenso wahrscheinlich, wie die KRABBE'sche Annahme, nach der diese Membranen ein ungleiches actives Wachsthum zeigen sollen. Die in dieser Hinsicht zur Zeit vorliegenden Beobachtungen dürften aber wohl kaum nach irgend einer Richtung hin volle Beweiskraft besitzen.

4. Die Orientirung der Membranen in den Zellgeweben.

Während man sich bis vor wenigen Jahren fast allgemein damit begnügte, bei der Untersuchung von Vegetationspunkten, Embryonen und anderen meristematischen Gewebekörpern die Richtung und Entwicklungsfolge der verschiedenen Wände genau festzustellen und namentlich die für manche Fälle auch jetzt noch nicht endgiltig gelöste Frage zu entscheiden suchte, ob das Wachsthum des Stengels und der Wurzel von einer, resp. wenigen Scheitelzellen beherrscht wird oder nicht, ist es das unzweifelhafte Verdienst von J. v. Sachs (VII und VIII), zuerst den Versuch gemacht zu haben, einfache geometrische Beziehungen zwischen den Wandrichtungen unter sich und dem Umfange des betreffenden Organes festzustellen.

Er fand dieselben darin, dass die neu angelegten Wände sich stets senkrecht auf die bereits vorhandenen zu stellen bestrebt sind, und suchte die allgemeine Giltigkeit des von ihm aufgestellten Principes der rechtwinkligen Schneidung darzuthun.

Es geht nun auch aus den Deductionen von Sachs in der That hervor, dass in der grossen Mehrzahl von meristematischen Geweben die neu angelegten Membranen stets eine diesem Prinzip entsprechende Richtung zeigen und theils der Oberfläche des ganzen Organes parallel laufen (perikline Wände), theils senkrecht auf ihr stehen (antikline Wände), und es hat auch jedenfalls durch Einführung der obigen Begriffe die Ausdrucksweise bei der Beschreibung meristematischer Zellkörper bedeutend an Einfachheit gewonnen.

Dennoch lässt sich aber auf der anderen Seite nicht in Abrede stellen und wurde namentlich von Kienitz-Gerloff (I) und Berthold (IV, Kapitel VII) nachgewiesen, dass in einer ganz beträchtlichen Anzahl von Fällen die Anordnung der Membranen dem Principe der rechtwinkligen Schneidung nicht entspricht, und wenn auch bei einigen derselben eine mechanische Erklärung der Abweichungen möglich ist, so lassen doch viele Ausnahmefälle von dem Sachs'schen Principe der rechtwinkligen Schneidung eine solche Erklärung nicht zu, und es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass für die rechtwinklige Schneidung selbst eine mechanische Erklärung weder von Sachs noch von irgend einem anderen Autor bisher versucht wurde.

Dahingegen haben nun neuerdings fast gleichzeitig und ganz unabhängig von einander zwei Autoren, Berthold (IV, 129) und Errera (I), eine streng mechanische Erklärung für die Anordnung der Membranen in pflanzlichen Zellgeweben zu geben versucht. Die genannten Autoren führen dieselbe auf die gleichen Molekularkräfte, welche die Gestaltung der Flüssigkeitslamellen im Seifenschaum etc. bedingen, zurück. Es lässt sich denn auch in der That nicht leugnen, dass zwischen dem Membrangerüst meristematischer Zellgewebe und einem beliebigen Schaumgewebe grosse Aehnlichkeit besteht, und es wurde auch von den genannten Autoren gezeigt, dass die Orientirung der Zellwände in den ersteren ganz den physikalischen Gesetzen entspricht, die namentlich von Plateau für die Anordnung von Flüssigkeitslamellen festgestellt wurden.

Aber selbst wenn sich auch durch fortgesetzte Untersuchungen eine vollkommene Uebereinstimmung zwischen den beiden genannten Membrannetzen herausstellen sollte, so scheint es mir doch nicht gestattet, beide auf dieselben

Molekularkräfte zurückzuführen; denn die Ebene, in der zunächst die Bildung der Membran stattfindet, ist doch bei den höheren Gewächsen allgemein schon durch die Richtung der karyokinetischen Theilungsfigur des Kernes vorgezeichnet; ferner dürfte aber auch die Membran, zum mindesten sehr bald nach ihrer Entstehung, eine viel zu feste Consistenz besitzen, als dass die die Gestaltung der Flüssigkeitshäutchen bedingenden Oberflächenspannungen auf dieselbe eine erhebliche Wirkung auszuüben vermöchten. Es dürften überhaupt die bei dem späteren Wachsthum der Zellen eintretenden Membranverschiebungen sicher ausschliesslich auf den Druck der Turgorkraft und vielleicht noch auf ein actives Wachsthumsbestreben der Cellulosemembran zurückzuführen sein. Es scheint mir übrigens in dieser Hinsicht namentlich beachtenswerth, dass ja auch die Turgorkräfte, ebenso wie die Oberflächenspannungen an den Flüssigkeitslamellen, im Allgemeinen bestrebt sein werden, die Membranen auf ein möglichst geringes Flächenmaass zu reduciren, und es scheint mir schon jetzt sehr wahrscheinlich, dass gerade diesem Umstande die von Berthold und Errera nachgewiesene Aehnlichkeit zwischen den pflanzlichen Zellgeweben und den aus Flüssigkeitslamellen bestehenden Schaumgeweben zuzuschreiben ist. Ueber die volle Berechtigung dieser Anschauung werden allerdings nur von exact mechanischen Gesichtspunkten geleitete Untersuchungen entscheiden können.

Es lag ursprünglich im Plane meiner Arbeit, in einem weiteren Kapitel eine ausführliche Beschreibung der gesammten innerhalb der Zelle beobachteten Bewegungserscheinungen zu geben. Da jedoch die diesbezügliche Literatur mit Ausnahme der allerneusten in Pfeffer's Pflanzenphysiologie (Bd. II, Kapitel VIII), bereits eine ausführliche Behandlung und kritische Sichtung erfahren hat, scheint mir dies zur Zeit überflüssig, und ich will mich auch an dieser Stelle damit begnügen, auf das obengenannte Werk und auf die inzwischen erschienene in dieser Hinsicht höchst beachtenswerthe Arbeit von Berthold (IV) zu verweisen, deren eingehendes Studium für jeden, der sich jetzt mit dem genannten Gegenstande beschäftigen will, doch unentbehrlich ist, wenn auch der darin enthaltene Versuch, die Bewegungserscheinungen innerhalb der Zelle in exact mechanischer Weise zu erklären, noch nicht genügend durchgebildet erscheint, um an dieser Stelle bereits in einem kurzen Referate wiedergegeben werden zu können.

Literaturverzeichniss.

Abraham, I. Zur Entwickelungsgeschichte der Wandverdickungen in den Samenoberhautzellen einiger Cruciferen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XVI. p. 599.

Altmann, I. Studien über die Zelle. Heft I. Leipzig 1886.

Ambronn, I. Ueber Poren in den Aussenwänden der Epidermiszellen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XIV. p. 82.

— II. Ueber die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms. Ib. Bd. XII.

Balbiani, I. Sur la structure des cellules salivaires chez les larves de Chironomus. Zoologischer Anzeiger 1881. p. 637.

Baranetzki, I. Die stärkeumbildenden Fermente in den Pflanzen. Leipzig 1878.

— II. Die Kerntheilung in den Pollenmutterzellen einiger Tradescantien. Bot. Zeit. 1880. p. 241.

— III. Epaississement des parois des éléments parenchymateux. Ann. des sc. nat. Bot. Ser. VII. T. 4. p. 135.

de Bary, I. Morphologie und Biologie der Pilze. II. Aufl. Leipzig 1884.

— II. Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

— III. Vergleichende Anatomie. Leipzig 1877.

— IV. Ueber die Wachsüberzüge der Epidermis. Bot. Zeit. 1871. p. 129 u. 566.

Beck, I. Vergl. Anatomie d. Samen v. Vicia u. Ervum. Sitzungsber. d. k. Akad. d. W. zu Wien 1878. Bd. 77, I. p. 545.

Behrens, Wilh., Hilfsbuch zur Ausführung mikroskopischer Untersuchungen. Braunschweig 1883.

Behrens, J., I. Beiträge zur Kenntniss der Befruchtungsvorgänge bei Fucus vesiculosus. Ber. d. bot. Ges. 1886. p. 93.

Beilstein, I. Handbuch der organischen Chemie. II. Aufl. 1886. Bd. I.

Berthold, I. Ueber das Vorkommen von Protoplasma in den Intercellularräumen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1884. pag. 20.

— II. Die Bangiaceen des Golfs von Neapel. Flora u. Fauna des Golfs von Neapel. Bd. VIII.

— III. Zur Kenntniss der Siphoneen und Bangiaceen. Mitth. d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. II. pag. 72.

— IV. Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

— V. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XIII. p. 569.

Boehm, Josef, I. Ueber Stärkebildung aus Zucker. Bot. Zeitg. 1883. No. 3.

Borodin, I. Ueber die Wirkung des Lichtes auf die Entwickelung von Vaucheria sessilis. Bot. Zeitg. 1878. No. 32.

Brunchorst, I. Ueber die Knöllchen an den Leguminosenwurzeln. Ber. d. bot. Ges. 1885. p. 241.

Büsgen, I. Die Entwickelung der Phycomycetensporangien. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIII, p. 253.

Burgerstein, I. Untersuchungen über das Vorkommen und die Entstehung des Holzstoffes in den Geweben der Pflanze. Sitzb. d. Acad. d. W. zu Wien. Bd. 70, I. p. 338.

Campbell, I. Zur Entwickelungsgeschichte der Spermatozoiden. Ber. d. bot. Ges. 1887. p. 120.

Cario, I. Anatomische Untersuchung von Tristicha hypnoides. Bot. Zeitg. 1881. No. 2.

Carnoy, I. La Biologie cellulaire. Lierre 1884.

Chareyre, I. Sur la formation des cystolithes et leur resorption. Comptes rendus. T. 96. 1883. p. 1594.

Cohn, I. Mémoire sur le développement et le mode de reproduction de Sphaeroplea annulina. Ann. d. sc. nat. Ser. IV, T. 5, p. 187.

— II. Ueber Proteïnkrystalle in den Kartoffeln. Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Cultur. 1859. p. 72.

— III. Untersuchungen über Bakterien. II. Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. I. Heft 3. p. 141.

— IV. Ueber die Algen des Carlsbader Sprudels. Abhandl. d. Schles. Ges. f. vat. Cultur 1862. p. 35.

Crüger, I. Westindische Fragmente. Bot. Zeitg. 1854. p. 7.

— II. Id. IX. Fragment. Ib. 1857. p. 281.

— III. Id. VI. Fragment. Zur Entwicklungsgeschichte der Zellwand. Ib. 1885. p, 601.

Darapsky, Zur Geschichte d. Zellentheorie. Inaug.-Diss. Würzburg 1880.

Darwin, Fr., I. On the Hygroscopic Mechanism by which certain Seeds are enabled to bury themselves in the Ground. Trans. Linn. Soc. Ser. II. Bot. Vol. I. p. 149.

Dehnecke, I. Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörper. Bonn. Inaug.-Diss. 1800.

Dippel, I. Die neuere Theorie über die feinere Structur der Zellhülle. Abhandl. d. Senckenberg. n. Ges. Bd. X. p. 181.

— II. Fortsetzung. Ib. Bd. XI. p. 125.

— III. Die Anwendung des polarisirten Lichtes in der Pflanzenhistologie. Zeitschr. f. w. Mikroskopie. Bd. I. pag. 210.

— IV. Die Entstehung der wandständigen Protoplasmaströmchen und deren Verhältniss zu den spiraligen und netzförmigen Verdickungsschichten. Abhandl. d. naturf. Ges. zu Halle 1868. Bd. X. p. 55.

— V. Das Mikroskop. II. Aufl. I. Th. Handbuch der allgemeinen Mikroskopie. Braunschweig 1882.

— VI. Das Mikroskop. I. Auflage. II. Th. Anwendung des Mikroskopes auf die Histologie der Gewächse. Braunschweig 1869.

Dufour, I. Études d' anatomie et de physiologie végétales. Inaug.-Diss. Lausanne 1882.

— II. Recherches sur l'amidon soluble. Bull. de la Soc. vaud. des sc. nat. vol. XXI. No. 93. 1886.

v. Ebner, I. Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organischer Substanzen. Leipzig 1882.

Eichholz, I. Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen. Pringsheim's Jahrb. Bd. 17. p. 543.

Eidam, I. Basidiobolus, eine neue Gattung der Entomophthoraceen. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. IV. p. 181.

Elfving, I. Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaische Zeitschrift für Naturw. Bd XIII. 1879. p. 1.

Engelmann, I. Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und thierischer Organismen. Bot. Zeitg. 1881. p. 441.

Errera, I. Eine fundamentale Gleichgewichtsbedingung organischer Zellen. Ber. d. bot. Ges. 1886. p. 441.

Falkenberg, I. Die Algen im weitesten Sinne. Schenk's Handb. Bd. II. p. 159.

Fickel, I. Ueber die Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Samenschalen einiger Cucurbitaceen. Bot. Zeitg. 1876. p. 737.

Firtsch, I. Ueber einige mechanische Einrichtungen im anatomischen Bau von Polytrichum juniperinum. Ber. d. bot. Ges. Bd. I. p. 83.

Fisch, I. Ueber die Pilzgattung Ascomyces. Bot. Zeitg. 1885. No. 3.

— II. Ueber das Verhalten der Zellkerne in fusionirenden Pilzzellen. Tagebl. d. 58. Vers. Deutsch. Naturf. u. Aerzte. 1885. p. 149.

— III. Untersuchungen über einige Flagellaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 42. 1885. p. 47.

Fischer, Alfred, I. Untersuchungen über die Parasiten der Saprolegnieen. Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XIII. p. 286.

— II. Untersuchungen über das Siebröhren-System der Cucurbitaceen. Berlin 1884.

— III. Studien über die Siebröhren der Dicotyledonenblätter. Ber. d. math.-phys. Classe d. k. sächs. Ges. d. W. 1885.

— IV. Neue Beiträge zur Kenntniss der Siebröhren. Ibid. 1886.

— V. Neuere Beobachtungen über Stärke in Gefässen. Ber. d. bot. Ges. 1886. p. XCVII.

— VI. Ueber das Vorkommen von Gypskrystallen bei den Desmidieen. Pringsh. Jahrb. f. w. Bot. Bd. 14. p. 133.

Flemming, I. Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.

— II. Mittheilungen zur Färbetechnik. Behrens' Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. Bd. I. p. 349.

Frank, I. Ueber die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime. Pringsh. Jahrb. Bd. V. p. 161.

FRANK, II. Ueber die Gummibildung im Holze. Ber. d. d. bot. Ges. 1884. p. 321.

— III. Beiträge zur Pflanzenphysiologie. Leipzig 1868.

GARDINER, I. On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells. Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg. Bd. III. p. 52.

GEYLER, I. Zur Kenntniss der Sphacelarien. Pringsh. Jahrb. f. w. Bot. Bd. IV. p. 479.

GIERKE, I. Färberei zu mikroskopischen Zwecken. Behrens' Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. Bd. I. p. 62.

GODLEWSKI, I. Ist das Assimilationsprodukt der Musaceen Oel oder Stärke? Flora 1877. p. 215.

— II. Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen. Pringsh. Jahrb. Bd. XV. p. 569.

GOEBEL, I. Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk's Handbuch. Bd. III, 1. p. 99.

GÖPPERT und COHN, I. Ueber die Rotation des Zellinhaltes in Nitella flexilis. Bot. Zeitg. 1849. p. 665.

GOROSCHANKIN, I. Zur Kenntniss der Corpuscula bei den Gymnospermen. Bot. Zeitg. 1883. p. 825.

GUIGNARD, I. Note sur les noyaux des cellules des tissus sécréteurs. Bull. d. l. soc. bot. de France. T. 28. p. 332.

— II. Sur la pluralité des noyaux dans le suspenseur embryonaire de quelques plantes. Ibid. T. 27. p. 191.

— III. Sur la division du noyau cellulaire chez les végétaux. Compt. rend. T. 97. 1883. p. 646.

— IV. Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Ann. d. sc. nat. Bot. Ser. VI. T. 17. p. 5.

— V. Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. Ibid. T. 20. p. 310.

— VI. Recherches sur le développement de l'anthère et du pollen des Orchidées. Ib. T. 14. p. 26.

GULLIVER, I. On the Raphides of British Plants. Ann. and Magaz. of nat. Hist. Ser. III. V. XI—XVI.

HABERLANDT, G., I. Die Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystemes der Pflanzen. Leipzig 1879.

— II. Zur Anatomie und Physiologie der pflanzlichen Brennhaare. Sitzungsb. d. k. Acad. d. W. zu Wien. Bd. 93, I. 1886. p. 123.

— III. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1884.

— IV. Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystemes der Pflanzen. Pringsh. Jahrb. Bd. XIII. p. 74.

HABERLANDT, G., V. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. Ib. Bd. XVII. p. 359.

HANSEN, I. Die Farbstoffe der Blüthen und Früchte. Sitzungsber. d. phys. med. Ges. z. Würzburg 1884. p. 109.

— II. Der Chlorophyllfarbstoff. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. Bd. III. p. 123.

— III. Das Chlorophyllgrün der Fucaceen. Ib. p. 289.

— IV. Ueber Sphaerokrystalle. Ib. p. 92.

HANSGIRG, I. Ein Beitrag zur Kenntniss von der Verbreitung der Chromatophoren und Zellkerne bei den Schizophyceen. Ber. d. d. bot. Ges. 1885. p. 14.

J. v. HANSTEIN, I. Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas. Botan. Abhandl. hrsg. v. Hanstein. Bd. 4. Heft 2. p. 1.

— II. Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. Heidelberg 1880.

— III. Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen. Bot. Zeitg. 1868. p. 697.

— IV. Ueber eine Conferve, welche die Eigenth. hat, sich mit Gürteln von Eisenoxydhydrat zu umkleiden. Sitzungsb. d. niederrh. Ges. zu Bonn 1878. p. 73.

— V. Erläuterung des Nardoo . . . einer Marsilea-Frucht, nebst Bemerkungen zur Entwickelung dieser Gattung. Monatsb. d. k. Ac. d. W. z. Berlin 1862. p. 103.

HARTIG, R., I. Ueber die Vertheilung der org. Substanz, des Wassers und des Luftraumes in den Bäumen etc. Untersuch. a. d. forst-bot. Inst. zu München. II.

HARTIG, THEOD., I. Entwickelungsgeschichte des Pflanzenkeimes. Leipz. 1858.

HARZ, I. Ueber das Vorkommen von Lignin in Pilzmembranen. Bot. Centralbl. Bd. 25. p. 386.

HAUSHOFER, I. Mikroskopische Reactionen. Braunschweig 1885.

HEGELMAIER, I. Untersuchungen über die Morphologie des Dicotyledonen-Endosperms. Nova acta d. k. Leop. Acad. Bd. 49. No. 1.

— II. Ueber aus mehrkernigen Zellen aufgebaute Dicotyledonen-Keimträger. Bot. Zeitg. 1880. p. 497.

— III. Ueber Bau und Entwickelung einiger Cuticulargebilde. Pringsh. Jahrb. f. w. Bot. Bd. IX. p. 286.

Hegelmaier, IV. Zur Kenntniss einiger Lycopodinen. Bot. Zeitg. 1874. p. 481.

Heinricher, I. Zur Kenntniss der Algengattung Sphaeroplea. Ber. d. deut. bot. Ges. 1883. p. 433.

Henze, I. Untersuchungen über das specifische Gewicht der verholzten Zellwand und der Cellulose. Inaug.-Diss. Göttingen 1883.

Heuser, I. Beobachtungen über Zellkerntheilung. Botan. Centralbl. 1884. Bd. 17. p. 27.

Hick, I. Protoplasmic continuity in the Fucaceae. Journ. of Bot. 1885. p. 97.

Hilburg, I. Ueber Turgescenzveränderungen in den Zellen der Bewegungsgelenke. Untersuch. a. d. botan. Inst. z. Tübingen. Bd. I. p. 23.

Hildebrandt, I. Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. Pringsheim's Jahrb. Bd. IX. p. 235.

— II. Ueber Entwickelung der haarigen Anhänge an Pflanzensamen. Bot. Zeitg. 1872. p. 233.

v. Höhnel, I. Anatomische Untersuchungen über einige Secretionsorgane der Pflanzen. Sitzgb. d. Acad. d. W. zu Wien. 1881. T. 84. I. pag. 565.

— II. Ueber die Mittellamelle der Holzelemente und die Hoftüpfelschliessmembran. Bot. Zeitg. 1880. p. 450.

— III. Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt. Sitzungsb. d. Acad. d. W. zu Wien. Bd. 76. I. p. 507.

— IV. Histochemische Untersuchungen über das Xylophilin und das Coniferin. Ib. Bd. 67. I. p. 663.

— V. Ueber den Einfluss des Rindendruckes auf die Beschaffenheit der Bastfasern der Dicotylen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XV. p. 311.

— IV. Ueber die Mechanik des Aufbaues der vegetabilischen Zellmembranen. Bot. Zeitg. 1882. No. 36.

Hofmeister, I. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.

— II. Ueber die zu Gallerte aufquellenden Zellen der Aussenfläche von Samen und Pericarpien. Ber. d. Sächs. Ges. d. W. Math. Phys. Cl. 1858. p. 18.

Holzner, I. Ueber Krystalle in den Pflanzenzellen. Inaug.-Diss. u. Flora 1864.

Husemann, I. Die Pflanzenstoffe. II. Auflage. Berlin 1882.

Janczewsky, I. Etudes comparées sur les tubes cibreux. Mem. d. l. Soc. d. sc. nat. de Cherbourg. V. 23. p. 350.

Janczewsky, II. Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte des Archegoniums. Bot. Zeitg. 1872. p. 377.

— III. Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées. Ann. des sc. nat. Bot. Ser. VII. T. II. p. 55.

Johow, I. Die Zellkerne von Chara foetida. Bot. Zeitg. 1881. No. 45.

— II. Ueber die Zellkerne in den Sekretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monocotylen. Inaug.-Diss. Bonn 1880.

Kallen, Verhalten des Plasmakörpers von Urtica urens. Flora 1882. p. 65.

Kienitz-Gerloff, I. Ueber Wachsthum und Zelltheilung und die Entwickelung des Embryos von Isoëtes lacustris. Bot. Zeitg. 1881. p. 761.

Klebs, I. Ueber das Wachsthum plasmolysirter Zellen. Tagebl. d. 59. Vers. Deutsch. Naturf. u. Aerzte. Berlin 1886. p. 194.

— II. Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen. Habilitationsschr. u. Untersuch. a. d. bot. Inst. zu Tübingen. Bd. I. p. 233.

— III. Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Ib. p. 536.

— IV. Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Ib. Bd. 2. p. 333.

— V. Ueber Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biolog. Centralbl. Bd. V. 1885. p. 353.

Klein, Julius, I. Die Zellkern-Krystalloide von Pinguicula und Utricularia. Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. XIII. p. 60.

— II. Die Krystalle der Meeresalgen. Ibid. p. 23.

— III. Zur Kenntniss des Pilobolus. Ib. Bd. VIII. p. 305.

— IV. Algologische Mitteilungen. Flora 1877. p. 289.

Klemm, I. Ueber den Bau der beblätterten Zweige der Cupressineen. Leipziger Inaug.-Diss. u. Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. XVII. p. 498.

Kny, I. Botanische Wandtafeln mit erläuterndem Text. Berlin. Parey.

— II. Ueber eigenthümliche korallenartig verzweigte Membranverdickungen in der Basis der Wurzelhaare von Stratiotes aloides. Sitzungsber. d. botan. Ver. d. Pr. Brandenburg 1878. p. 48.

Kny, III. Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der »Tracheïden«. Ber. d. bot. Ges. 1886. p. 267.

Koch, R. I. Verfahren zur Untersuchung, zum Conserviren und Photographiren der Bakterien. Cohn's Beitr. z. Biol. Bd. II. p. 399.

Krabbe, I. Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung d. Gefässpflanzen. Berl. 1886.

— II. Ueber das Wachsthum des Verdickungsringes und der jungen Holzzellen. Abh. d. k. Ac. d. W. zu Berlin 1884. I.

Krasser, I. Untersuch. üb. d. Vorkommen von Eiweiss in d. planzl. Zellhaut nebst Bemerk. u. d. mikrochem. Nachweis der Eiweisskörper. Sitzber. d. k. Ac. d. Wiss. z. Wien. Bd. 94, I. p. 118.

Kraus, Gregor, I. Ueber Eiweisskrystalloide in der Epidermis von Polypodium ireoides. Pringsh. Jahrb. Bd. VIII. pag. 426.

Lagerheim, I, Ein neues Beispiel des Vorkommens vonChromatophoren bei d.Phycochromaceen. Ber. d. d. bot. Ges. 1884. p. 302.

Leclerc du Sablon, I. Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères. Ann. d. sc. nat. Bot. Ser. VII. T. 1. p. 97.

— II. Recherches sur la déhiscence des fruits à pericarpe sec. Ib. Ser. VI. T. XVIII. p. 5.

Leitgeb, I. Krystalloide in Zellkernen. Mitth. d. bot. Inst. zu Graz 1886. Bd. 1. p. 115.

— II. Untersuchungen über Lebermoose. Heft I. 1874. Jena.

— III. Ueber die durch Alkohol in Dahliaknollen hervorgerufenen Ausscheidungen. Bot. Zeitg. 1887. pag. 129.

— IV. Ueber Bau und Entwicklung der Sporenhäute. Graz 1884.

— V. Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. Mitth. d. bot. Inst. zu Graz 1886. Bd. I. pag. 123.

Loew, ·O., I. Noch einmal über das Protoplasma. Bot. Zeitg. 1884. pag. 113.

— II. Ueber den mikrochemischen Nachweis von Eiweissstoffen. Ibid. pag. 273.

— III. Ein weiterer Beweis, dass das Eiweiss des lebenden Protoplasmas eine andere chemische Constitution besitzt als das des abgestorbenen.

Loew u. Bokorny, I. Die chemische Kraftquelle im lebenden Protoplasma. München 1882.

Lohde, I. Ueber die Entwickelungsgeschichte und den Bau einiger Samenschalen. Inaug.-Diss. Leipz. 1874 u. Schenk u. Luerssen's Mitth. aus d. Gesammtgeb. d. Botanik. Bd. II. pag. 43.

Lohde, II. Ueber die Samenschale der Gattung Portulaca. Bot. Zeitg. 1875. p. 182.

Lucas, I. Beiträge zur Kenntniss der absoluten Festigkeit von Pflanzengeweben. Sitzungsb. d. Acad. d. W. zu Wien. Bd. 85. I. p. 292.

Luerssen, I. Kleinere Mittheilungen über den Bau und die Entwickelung der Gefässkryptogamen. Bot. Zeitg. 1873. p. 625.

Mangin, I. Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige des Monocotylédones. Ann. des sc. nat. Bot. Ser. VI. T. 14. p. 216.

Marktanner-Turneretscher, I. Zur Kenntniss des anatomischen Baues unserer Loranthaceen. Sitzb. d. k. Ac. d. W. zu Wien. Bd. 91, I. p. 430.

Marloth, I. Ueber mechanische Schutzmittel der Samen. Engler's Bot. Jahrb. Bd. IV. p. 225.

Maupas, I. Sur quelques protorganismes végétaux multinucléés. Compt. rend. T. 89. p. 250.

Melnikoff, I. Untersuchungen über das Vorkommen des kohlensauren Kalkes in Pflanzen. Inaug.-Diss Bonn .1877.

Meyer, Arthur, I. Das Chlorophyllkorn. Leipzig. Felix. 1883.

— II. Ueber Krystalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Bot. Zeitg. 1883. Nr. 30.

— III. Ueber die Structur der Stärkekörner Ib. 1881. pag. 841.

— IV. Ueber die wahre Natur der Stärke-Cellulose Nägeli's. Ib. 1886. No. 41.

— V. Ueber Stärkekörner, welche sich mit Jod roth färben. Ber. d. d. bot. Ges. 1886. p. 337.

— VI. Ueber das Suberin des Korkes von Quercus Suber. Ib. 1883. p. XXIX.

Meyer, P., I. Ueber die in der zoologischen Station zu Neapel gebräuchlichen Methoden zur mikroskopischen Untersuchung. Mitth. a. d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. II. pag. 1.

Millardet, I. Développement en épaisseur des parois cellulaires. Ann. des sc. nat. Bot. Ser. V. T. 6. p. 300.

Moebius, I. Sphaerokrystalle von Kalkoxalat bei Cacteen. Ber. d. d. bot. Ges. 1885. p. 178.

Mohl, von, I. Ueber das Kieselskelett lebender Pflanzenzellen. Bot. Zeitg. 1861. p. 209.

— II. Nachtrag zu I. Ib. p. 305.

Mohl, von, III. Vermischte Schriften botanischen Inhalts. Tübingen 1843.

— IV. Ueber die Cuticula von Viscum album. Bot. Zeitg. 1849. p. 593.

Molisch, I. Ueber merkwürdig geformte Proteinkörper in den Zweigen von Epiphyllum. Ber. d. bot. Ges. 1885. p. 195.

— I. Ueber die Ablagerung von kohlensaurem Kalk im Stamme dicotyler Holzgewächse. Sitzungsb. d. k. Acad. d. W. zu Wien. Bd. 84, I. 1882. p. 7.

— III. Ein neues Coniferinreagens. Ber. d. bot. Ges. 1886. p. 301.

le M. Moore, I. Studies of vegetable Biology. Linn. Soc. Journ. Bot. Vol. XXI. p. 595.

Müller, N. J. C., I. Polarisationserscheinungen und Molecularstructur pflanzlicher Gewebe. Pringsh. Jahrb. Bd. XVII. p. 1.

— II. Polarisationserscheinungen pflanzlicher u. künstlicher Colloidzellen. Ber. d. bot. Ges. 1883. p. 77.

Müller, Otto, I. Die Chromatophoren mariner Bacillariaceen aus den Gattungen Pleurosigma und Nitzschia. Ber. d. d. bot. Ges. 1883. p. 478.

— II. Die Zellhaut u. das Gesetz der Theilungsfolge von Melosira arenaria. Pringsheim's Jahrb. Bd. XIV. p. 232.

Nägeli, C. v., I. Theorie der Gährung. München 1859.

— II. Zellenkerne, Zellenbildung und Zellenwachsthum bei den Pflanzen. Nägeli u. Schleiden's Zeitschr. f. w. Bot. Bd. I. p. 34.

— III. Ueber das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception. Mitth. d. bair. Ac. d. Wiss. zu München. 1881. p. 391.

— IV. Ueber die krystallähnlichen Proteïnkörper und ihre Verschiedenheiten von wahren Krystallen. Ib. 1862. p. 120.

— V. Die Stärkekörner. Pflanzenphys. Unters. von Nägeli und Cramer. Heft 2. p. 1.

— VI. Ueber den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembran. M. d. K. bair. Ac. d. Wiss. zu München 1864. I. p. 282.

— VII. Fortsetzung v. VI. Ib. 1864. II. 114.

— VIII. Beobachtungen über das Verhalten des polarisirten Lichtes gegen pflanzliche Organisation. Ib. 1862. 8. März. p. 290.

— IX. Ueber den Primordialschlauch. Pflanzenphys. Unters. v. Nägeli u. Cramer. Heft 1. p. 1.

Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop. 2. Aufl. Leipz. 1877.

Nägeli, Walter, I. Beiträge z. näheren Kenntniss d. Stärkegruppe. Inaug.-Diss. (München). Leipzig 1874.

Niggl, I, Das Indol ein Reagens auf verholzte Membranen. Flora 1881. p. 545.

Nobbe, Hänlein u. Councler, I. Vorl. Notiz, betr. d. Vorkommen von phosphorsaurem Kalk in der lebenden Pflanzenzelle. Landw. Versuchst. 1879. Bd. 23. p. 471.

Olivier, I. Expériences sur l'accroissement des cellules et la multiplication des noyaux. Bull. de la soc. bot. de France. T. 29. p. 101.

Payfn, I. Mémoire sur les développements des végétaux. III. Mem. pr. p. div. Savants à l'Ac. R. des sc. T. IX. p. 1.

Ppnzig, I. Zur Verbreitung der Cystolithen im Pflanzenreich. Bot. Centralbl. 1881. Bd. 13. No. 52.

Pfaundler, I. Ueber das Wesen des weichen oder halbflüssigen Aggregatzustandes. Sitzungsber. d. Acad. d. W. zu Wien. Bd. 73, II. p. 249.

Pfeffer, I. Osmotische Untersuchungen. Leipzig 1877.

— II. Untersuchungen über die Proteinkörner und die Bedeutung des Asparagins beim Keimen der Samen. Pringsheim's Jahrb. Bd. VIII. p. 429.

— III. Pflanzenphysiologie. Bd. I. Stoffwechsel. 1881.

— IV. Pflanzenphysiologie. Bd. II. Kraftwechsel 1881.

— V. Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen. Bd. II. p. 179.

— VI. Die Oelkörper der Lebermoose. Flora 1874. p. 2.

— VII. Hesperidin, ein Bestandtheil einiger Hesperideen. Bot. Zeitg. 1874. p. 529.

— VIII. Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. a. d bot. Inst. zu Tübingen. Bd. I. p. 363.

— IX. Physiologische Untersuchungen. Leipzig. 1873.

— X. Kritische Besprechung von de Vries: Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen. Bot. Zeitg. 1886. No. 6.

— XI. Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875.

Pfitzer, I. Ueber ein Härtung und Färbung vereinigendes Verfahren für die Untersuchung des plasmatischen Zellleibes. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1883. p. 44.

Pfitzer, II. Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Bacillariaceen. Hanstein's bot. Abhandl. Bd. I. Heft 2.

— III. Beobachtungen über Bau und Entwickelung epiphytischer Orchideen. Flora 1877. p. 241.

— IV. Ueber die Einlagerung von Kalkoxalat-Krystallen in die pflanzliche Zellhaut. Flora 1872. p. 97.

Pfitzner, I. Ueber den feineren Bau der bei der Zelltheilung auftretenden fadenförmigen Differenzirungen des Zellkerns. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 7. p. 289.

Poulsen, I. Ein neuer Fundort der Rosanoff'schen Krystalle. Flora 1877. p. 45.

— II. Botanische Mikrochemie, übersetzt v. C. Müller. Cassel 1881.

Prantl, I. Das Inulin. München 1870.

Prescher, I. Die Schleimorgane der Marchantiaceen. Sitzungsb. d. Wiener Ac. d. W. Bd. 86. I. p. 132.

Prillieux, I. Hypertrophie et multiplication des noyaux dans les cellules hypertrophiées des plantes. Comptes rendues. T. 92. p. 147.

Pringsheim, I. Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction. Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. XII. p. 288.

— II. Ueber natürliche Chlorophyllmodificationen und die Farbstoffe der Florideen. Monatsb. d. Berliner Ac. d. W. 1875. p. 745.

— III. Ueber Cellulinkörner. Ber. d. d. bot. Ges. 1883. p. 288.

— IV. De forma et incremento stratorum crassiorum in plantarum cellula observationes quaedam novae. Inaug.-Diss. Halle 1848.

Prohaska, I. Der Embryosack und die Endospermbildung in der Gattung Daphne. Botan. Zeitg. 1883. p. 865.

— II. Zur Frage der Endospermbildung bei Daphne. Ber. d. bot. Ges. 1884. p. 219.

Radlkofer, I. Ueber Krystalle proteïnartiger Körper. Leipzig 1859.

— II. Monographie der Sapindaceen-Gattung Serjania. München 1875.

Reess, I. Zur Kritik der Böhm'schen Ansicht über die Entwickelungsgeschichte und Funktion d. Thyllen. Bot. Zeitg. 1868. p. 1.

Reinke, I. Untersuchungen über die Quellung einiger veget. Substanzen. Bot. Abhdl. v. Hanstein. Bd. 4. p. 1.

— II. Die chemische Zusammensetzung des Protoplasma von Aethalium septicum. Unters. aus dem botan. Labor. d. Univ. Göttingen. Heft 2. p. 1.

— III. Protoplasmaprobleme. Ibid. p. 79.

— IV. Beitrag zur physiologischen Chemie von Aethalium septicum. Ibid. Heft 3. p. 1.

— V Bemerkungen über das Wachsthum anorganischer Zellen. Bot. Zeitg. 1875. p. 425.

Richter, Karl, I. Beiträge zur Kenntniss der Cystolithen und einiger verwandter Bildungen im Pflanzenreiche. Sitzungsber. d. k. Acad. d. W. in Wien. Bd. 76. I. pag. 145.

— II. Beiträge zur genaueren Kenntniss der chemischen Beschaffenheit der Zellmembran bei den Pilzen. Ib. Bd. 83. I. p. 494.

Rosanoff, I. Ueber die Krystalldrusen im Marke von Kerria japonica und Ricinus communis. Bot. Zeitg. 1865. p. 329.

— II. Ueber Krystalldrusen in Pflanzenzellen. Ib. 1867. p. 41.

— III. Ueber Kieselsäureablagerungen in einigen Pflanzen. Ib. 1871. p. 749.

Rosenvinge, I. Sur les noyaux des Hyménomycètes. Ann. des sc. nat. Bot. Ser. VII. T. III. p. 75.

Rostafinski, I. Ueber den rothen Farbstoff einiger Chlorophyceen, sein sonstiges Vorkommen u. s. Verwandtschaft z. Chlorophyll. Bot. Zeitg. 1881. p. 461.

Roux, I. Ueber die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren. Leipz. 1883.

de la Rue, I. Ueber Krystalldrusen bei einigen Pflanzen. Bot. Zeitg. 1869. p. 537.

Russow, I. Mittheilungen über secretführende Intercellulargänge und Cystolithen der Acanthaceen etc. Sitzungsber. d. naturf. Ges. d. Univers. Dorpat. Bd. V. p. 308.

— II. Ueber die Auskleidung der Intercellularen. Ib. Bd. VII. 1884.

— III. Ueber Tüpfelbildung und Inhalt der Bastparenchym- und Baststrahlzellen der Dicotylen und Gymnospermen. Ib. Bd. VI. p. 350.

— IV. Ueber die Perforation der Zellwand und den Zusammenhang der Protoplasmakörper benachbarter Zellen. Ib. p. 562.

Russow, V. Ueber die Verbreitung der Callusplatten bei den Gefässpflanzen. Ib. p. 63.

— VI. Ueber Bau und Entwickelung der Siebröhren. Ib. p. 257.

— VII. Ueber die Entwickelung des Hoftüpfels, der Membran der Holzzellen und des Jahresringes bei den Abietineen, in erster Linie von Pinus silvestris. Ib. p. 109.

— VIII. Gegenbemerkung zu den Bemerkungen von Dr. C. Sanio zu VII. Bot. Centralbl. Bd. X. p. 62.

— IX. Zur Kenntniss des Holzes, insonderheit des Coniferenholzes. Ib. Bd. XIII. p. 29.

J. v. Sachs, I. Gesch. d. Botanik. München 1875.

— II. Ueber einzellige Pflanzen. Sitzungsb. d. phys. med. Ges. zu Würzburg. Nov. 1878.

— III. Mikrochem. Untersuchungen. Flora 1862. p. 289.

— IV. Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls. Flora 1883. p. 193.

— V. Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. Leipzig 1874.

— VI. Ueber die Porosität des Holzes. Arb. d. bot. Inst. zu Würzb. Bd. II. p. 291.

— VII. Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. Ib. p. 46.

— VIII. Ueber Zellenanordnung u. Wachsthum. Ib. p. 185.

Sanio, I. Ueber die in der Rinde dicot. Holzgewächse vorkommenden krystallinischen Niederschläge u. deren anat. Verbreitung Monatsb. d. Berl. Acad. 1857. p. 252.

— II. Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. Bot. Zeitg. 1863. p. 85.

— III. Anatomie der gemeinen Kiefer. II. Entwickelungsgeschichte der Holzzellen. Pringsheim's Jahrb. Bd. IX. p. 50.

— IV. Bemerkungen zu dem Aufsatze »über die Entwickelung des Hoftüpfels etc.« von Russow. Bot. Centralbl. Bd. IX. p. 316.

Schacht, I. Ueber die gestielten Traubenkörper im Blatte vieler Urticaceen etc. Abhandl. d. Senkenberg. Ges. Bd. I. p. 133.

Schenck, H., I. Unters. üb. d. Bildung v. centrifugalen Wandverdickungen an Pflanzenhaaren u. Epidermen. In.-Diss. Bonn 1884.

Schenck, H., II. Ueber die Auskleidung der Intercellulargänge. Ber. d. d. bot. Ges. 1885. p. 217.

— III. Ueber die Stäbchen in den Parenchymintercellularen der Marattiaceen. Ib. 1886. p. 86.

Schenk, I. Zur Kenntniss des Baues der Früchte der Compositen und Labiaten. Bot. Zeitg. 1877. p. 409.

Schinz, I. Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien u. Pollensäcke. Inaug.-Diss. Zür. 1883.

Schimper, I. Ueber die Entwickelung der Chlorophyllkörner u. Farbkörper. Bot. Zeitg. 1883. No. 7.

— II. Erwiderung. Ibid. No. 49.

— III. Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Pringsh. Jahrb. Bd. 16. p. 1.

— IV. Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner. Bot. Zeitg. 1880. p. 881.

— V. Untersuchungen über das Wachsthum der Stärkekörner. Ib. 1881. No. 12.

— VI. Ueber die Krystallisation der eiweissartigen Substanzen. Zeitschr. f. Krystallogr. u. Mineral. Bd. V. 1881. p. 131.

Schmidt, Emil, I. Ueber den Plasmakörper der gegliederten Milchröhren. Bot. Zeitg. 1882. No. 27—28.

Schmitz, I. Ueber die Zellkerne der Thallophyten. Verh. d. naturh. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westf. 1880. p. 122.

— II. Ueber die Bildung der Sporangien bei der Algengattung Halimeda. Ibid. p. 140.

— III. Ueber die Structur des Protoplasmas u. d. Zellkerne der Pflanzenzellen. Ibid. p. 159.

— IV. Ueber Bildung und Wachsthum pflanzlicher Zellmembranen. Ibid. p. 250.

— V. Die Chromatophoren der Algen. Ibid. 1883. p. 1.

— VI. Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten. Ibid. 1879. 4. August.

— VII. Bau der Zellen bei den Siphonocladiaceen. Ibid. 1879. 5. Mai.

— VIII. Die Chromatophoren d. Algen. Bonn 1882.

— IX. Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. d. Naturf. Ges. zu Halle 1879. p. 275.

— X. Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren. Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. XV. p. 1.

Schmitz, XI. Untersuchungen über die Befruchtung d. Florideen. Sitzungsb. d. Acad. d. W. zu Berlin 1883. I. p. 215.

Schorler, Untersuchungen über die Zellkerne in den stärkeführenden Zellen des Holzes. Inaug.-Diss. Jena 1883.

Schulz, Paul, I. Das Markstrahlengewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Geweben des Holzes. Berliner Inaug.-Diss. 1882.

Schwarz, I. Beitrag zur Entwickelungsgesch. des pflanzlichen Zellkerns nach der Theilung. Cohn's Beitr. z. Biolog. d. Pfl. Bd. 4. p. 78.

— II. Ueber die chemische Untersuchung des Protoplasmas. Ber. d. d. bot. Ges. 1886. p. 113.

Schwendener, I. Die Schutzscheiden u. ihre Verstärkungen. Abhandl. d. k. Ac. d. W. zu Berlin 1882.

— II. Ueber die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen. Monatsber. d. k. Ac. d. W. zu Berlin April 1880. p. 408.

— III. Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig 1874.

— IV. Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. d. k. Ac. d. W. zu Berlin. Juli 1881. p. 833.

Shimoyama, I. Beiträge zur Kenntniss des japanischen Klebreises. Inaug.-Diss. Strassburg 1886.

Singer, I. Beiträge zur näheren Kenntniss der Holzsubstanz u. der verholzten Gewebe. Sitzb. d. Wiener Ac. d. W. Bd. 85, I. p. 345.

Solms-Laubach, Graf zu, I. Ueber einige geformte Vorkommnisse oxalsauren Kalkes in lebenden Zellmembranen. Bot. Zeitg. 1871. p. 509.

Soltwedel, I. Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XV. p. 341.

Sorauer, I. Beiträge zur Keimungsgeschichte der Kartoffelknollen. Ann. d. Landw. Bd. 51. p. 11.

Steinbrinck, I. Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Inaug.-Diss. Bonn 1873.

— II. Ueber den Oeffnungsmechanismus der Hülsen. Ber. d. bot. Ges. 1883. p. 271.

— III. Ueber einige Fruchtgehäuse, die ihre Samen in Folge von Benetzung freilegen. Ib. p. 339.

Steinbrinck, IV. Ueber ein Bauprinzip der aufspringenden Trockenfrüchte. Ib. 1884. p. 397.

— V. Untersuchungen über das Aufspringen einiger trockenen Pericarpien. Bot. Zeitg. 1878. p. 561.

Stöhr, I. Ueber das Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis der Phanerogamen-Laubblätter. Sitzb. d. k. Ac. d. W. zu Wien. Bd. 79. Abtheil. I. 1879.

Stoll, I. Ueber die Bildung des Callus bei Stecklingen. Bot. Zeitg. 1874. p. 593.

Strasburger, I. Ueber den Bau u. das Wachsthum der Zellhäute. Jena 1882.

— II. Studien über das Protoplasma 1876. Jenaer Zeitschr. f. Naturw. Neue Folge. Bd. 3. p. 395.

— III. Die Controversen der indirekten Kerntheilung. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 23. 1884. p. 246—301.

— IV. Ueber den Theilungsvorgang der Zellkerne und das Verhältniss der Kerntheilung zur Zelltheilung. Ibid. Bd. 21.

— V. Neuere Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884.

— VI. Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl. Jena 1880.

— VII. Das botanische Praktikum. Jena 1884.

— VIII. Die Endospermbildung bei Daphne. Ber. d. bot. Ges. 1884. p. 112.

— IX. Zu Santalum und Daphne. Ibid. 1885. p. 105.

— X. Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XI. p. 435.

— XI. Zur Entwickelungsgeschichte der Sporangien von Trichia fallax. Bot. Zeitg. 1884. p. 305.

— XII. Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen und über die Embryogenie von Lupinus. Bot. Zeitg. 1880. p. 845.

Tangl, I. Ueber offene Communicationen zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XII. p. 170.

— II. Studien über das Endosperm einiger Gramineen. Sitzungsber. d. Akad. d. W. zu Wien. Bd. 92, I. p. 72.

Temme, I. Ueber das Chlorophyll und die Assimilation von Cuscuta europaea. Landw. Jahrb. 1883. p. 173.

— II. Ueber Schutz- und Kernholz, seine

Bildung und physiologische Bedeutung. Ibid. 1885. p. 465.

Terletzki, I. Anatomie der Vegetationsorgane von Struthiopteris germanica und Pteris aquilina. Pringsheim's Jahrb. Bd. XV. p. 452.

van Tieghem, I. Nouvelles recherches sur les mucorinées. Ann. des sc. nat. Bot. Ser. VI. p. 5.

Traube, I. Experimente zur physikalischen Erklärung der Bildung der Zellhaut, ihres Wachsthums durch Intussusception und des Aufwärtswachsens der Pflanzen. Bot. Zeitg. 1875. p. 56.

Trécul, I. Des formations vésiculaires dans les cellules végétales. Ann. d. sc. nat. Bot. Ser. IV. T. X. p. 20, 127 u. 205.

— II. Mem. s. l. formations secondaires dans les cellules végétales. Ib. Ser. IV. T. XI. p. 273.

Treub, I. Sur des cellules végétales à plusieurs noyaux. Arch. Néerl. T. XV. p. 39.

— II. Quelques mots sur les effets du parasitisme de l'Heterodera Javanica dans les racines de la canne à sucre. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. V. 6. p. 93.

— III. Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. Amsterdam 1878.

— IV. Notice sur les noyaux des cellules végétales. Archives de Biolog. v. van Beneden et Bambeke 1880. T. I. p. 393.

Tschirch, I. Untersuchungen über das Chlorophyll. Berlin 1884. (Auch in Landw. Jahrbücher 1884.)

— II. Morphologie der Chlorophyllkörner. Sitzber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1884. p. 72.

— III. Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter. Pringsheim's Jahrb. Bd. XIII.

Uloth, I. Ueber Pflanzenschleim und seine Entstehung in der Samenepidermis von Plantago maritima und Lepidium sativum. Flora 1875. p. 193.

Vesque, I. Observations sur les christaux d'oxalate de chaux. Ann. des sc. nat. Bot. Ser. V. T. 19. p. 300.

— II. Sur quelques formations cellulosiennes locales. Ib. Ser. VI. T. XI. p. 181.

Vines, I—III. On the Chemical Composition of Aleurone Grains. Proc. of the R. Soc. of London. Vol. 28, p. 218. Vol. 30, p. 387. Vol. 31, p. 59.

Vöchting, I. Zur Histologie u. Entwickelungsgeschichte v. Myriophyllum. Nova Acta Ac. Leop. Bd. 36. 1873. II.

— II. Beiträge zur Morphologie u. Anatomie der Rhipsalideen. Pringsheim's Jahrb. Bd. 9. p. 327.

Volkens, I. Die Kalkdrusen der Plumbagineen. Ber. d. bot. Ges. 1884. p. 334.

— II. Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.

de Vries, I. Plasmolytische Studien über d. Wand d. Vacuolen. Pringsheim's Jahrb. Bd. XVI. p. 465.

— II. Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Ib. Bd. XIV. p. 427.

— III. Untersuchungen über die mechanischen Ursachen d. Zellstreckung. Leipzig 1877.

— IV. Ueber die Aggregation im Protoplasma von Drosera rotundifolia. Bot. Zeit. 1886. No. 1.

Wegscheider, I. Spektroskopische Notizen über die Farbstoffe grüner Blätter u. deren Derivate. Ber. d. bot. Ges. 1884. p. 494.

Weinzierl, I. Beiträge zur Lehre von der Festigkeit u. Elasticität vegetabilischer Gewebe u. Organe. Sitzungsber. d. Ac. d. W. zu Wien. Bd. 76. I. p. 385.

Weiss, I. Ueber gegliederte Milchsaftgefässe im Fruchtkörper v. Lactarius deliciosus. Sitzb. d. k. Ac. d. W. z. Wien. Bd. 91. Abth. I. 1883. p. 166.

— II. Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte des Farbstoffes in Pflanzenzellen. Ib. Bd. 54. I. p. 157.

Westermaier, I. Ueber Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems. Pringsheim's Jahrb. Bd. XIV. p. 43.

— II. Zur Kenntniss d. osmotischen Leistungen des lebenden Parenchyms. Ber. d. bot. Ges. 1883. p. 371.

Wieler, I. Beiträge zur Kenntniss der Jahresringbildung und des Dickenwachsthums. Pringsheim's Jahrb. Bd. XVIII. p. 70.

Wiesner, I. Beobachtungen über die Wachsüberzüge der Epidermis. Bot. Zeitg. 1871. p. 769.

— II. Ueber die krystallinische Beschaffenheit d. geformten Wachsüberzüge pflanzlicher Oberhäute. Ib. 1876. p, 225.

— III. Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. Sitzb. d. k. Ac. d. W. zu Wien. Bd. XCIII. I. 1886. p. 17.

Wiesner, IV. Beiträge zur Kenntniss d. indischen Faserpflanzen und der aus ihnen abgeschiedenen Fasern nebst Beobacht. üb. d. feineren Bau der Bastzellen. Ib. Bd. 62. I. p. 171.

Wilhelm, I. Ueber eine Eigenthümlichkeit d. Spaltöffnungen bei Coniferen. Ber. d. d. bot. Ges. 1883. p. 325.

Wille, I. Ueber die Zellkerne und die Poren d. Wände bei den Phycochromaceen. Ber. d. d. bot. Ges. 1883. p. 243.

— II. Ueber d. Entwickelungsgesch. d. Pollenkörner d. Angiospermen u. d. Wachsthum der Membranen durch Intussusception. Christiania Videnskabs-Selskabs Forhandlingen 1886. No. 5.

Winkler, I. Zur Anatomie von Araucaria brasiliensis. Bot. Zeit. 1872. p. 581.

van Wisselingh, I. Sur les revêtements des espaces intercellulaires. Arch. Neerland. T. XXI.

Wollheim, I. Chemische Untersuchungen über d. Chlorophyllfarbstoff. Tagebl. d. 59. Vers. D. Naturf. u. Aerzte 1886. p. 193.

Zacharias, E., I. Ueb. d. chemische Beschaffenheit d. Zellkerns. Bot. Zeit. 1881. No. 11.

— II. Ueber d. Zellkern. Ib. 1882. No. 37.

— III. Ueber Eiweiss, Nucleïn u. Plastin. Ib. 1883. p. 209.

Zacharias, IV. Ueb. d. Nucleolus. Ib. 1885. p. 257.

— V. Ueber die Spermatozoiden. Ib. 1881. p. 827.

— VI. Ueber Sekretbehälter mit verkorkten Membranen. Ib. 1879. p. 616.

Zimmermann, I. Ueb. mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte. Leipzig. Inaug.-Diss. u. Pringsheim's Jahrb. Bd. XII. p. 542.

— II. Ueber den Zusammenhang zwischen Quellung und Doppelbrechung. Ber. d. bot. Ges. 1883. p. 533.

— III. Ueber den Zusammenhang zwischen der Richtung d. Tüpfel u. der optischen Elasticitätsachsen. Ib. 1884. p. 124.

— IV. Ueber das Verhalten der optischen Elasticitätsachsen vegetabilischer Zellmembranen bei der Dehnung. Ibid. p. XXXV.

— V. Ueber die Ursache der Anisotropie organischer Substanzen. Ib. p. XLVII.

Zopf, I. Die Pilzthiere oder Schleimpilze. Schenk's Handb. Bd. III. Hälfte 2. p. 1—174.

— II. Zur Morphologie u. Biologie d. niederen Pilzthiere (Monadinen). Leipzig 1885.

— III. Die Spaltpilze. Schenk's Handbuch. Bd. III. Hälfte 1. p. 1.

Verzeichniss der Holzschnitte zu Bd. III, 1.

Abies pectinata 275.
Acer Pseudoplatanus 247.
Adiantum Capillus 159, 363.
Ailanthus glandulosa 311.
Alisma Plantago 168.
Allium Schoenoprasum 219.
Andreaea petrophila 183.
Anemone stellata 288.
Aneura multifida 191.
Angelica sylvestris 325.
Angiopteris evecta 354.
Angiopteris pruinosa 425.
Antherenquerschnitte 398.
Antheridien und Spermatozoïden, homospore 423.
Anthriscus sylvestris 224.
Ascococcus Billrothii Cohn 90.
Bacterien im Microspectrum des Chlorophylls 37.
Bacterien, Sporenbildung 18.
Bacterium Anthracis Cohn 62.
Bacterium cyanogenum 55.
Bacterium Merismopedioïdes Zopf 6, 56.
Bacterium subtile 57.
Bacterium tumescens Zopf 66.
Bacterium Ulna Cohn 65.
Balanophora dioïca 369.
Balanophora involucrata 369.
Beggiatoa 11.
Beggiatoa alba 77, 78.
Botrychium Lunaria 111.
Callitriche verna 279.
Callitris quadrivalvis 161.
Capsella bursa pastoris 166, 345, 349.
Ceratopteris thalictroides 385.
Ceratozamia longifolia 401.
Chamaerops macrocarpa 221.
Chara 418, 421.
Cistus populifolius 282, 315.
Cladothrix 7.
Cladothrix dichotoma 8, 84.
Cladothrix dichotoma, Zoogloeenbildung 23.
Clostridium butyricum 69.
Clostridium Polymyxa 71.
Clostridium Polymyxa, Zoogloeenbildung 20.
Cobaea scandens 431.
Coriaria myrtifolia 311.
Crenothrix Kühniana Zopf 10, 73.
Cuscuta Epilinum 373.
Daucus Carota, Umbildung des Fruchtknotens 119.
Diagramme der Staubblattstellung bei einigen Rosaceen 305.
Dicraea algaeformis 356.
Doronicum Pardalianches 242.
Entwicklung der Haare 338.
Epiphyllum truncatum 283, 324.
Equisetum, Entwicklung d. Wurzel 346.
Equisetum Telmateja 139, 209, 212.
Erodium cicutarium 318, 330.
Eryngium maritimum 325.
Essigpilz 52.
Fegatella conica 148.
Fontinalis antipyretica 199, 211.
Fritillaria imperialis 329.
Fruchtknotenbildung von Ranunculus 310.
Fuchsia, missbildete Staubgefässe 116.
Funaria hygrometrica 158.
Funkia ovata 163.
Froschlaichpilz 50.
Galium uliginosum 231.
Garidella nigellastrum 314.
Geum urbanum 309.
Glyceria spectabilis 217.
Glycerinaethylbacterie 53.
Hesperis matronalis, vergrünte Samenknospen 120.
Heupilz, der 28.
Hippuris vulgaris 140.
Hydrocotyle vulgaris 234.
Hyoscyamus albus 395.
Iris variegata 219.
Isoëtes lacustris 393, 394.
Juniperus virginiana 161.
Jussiaea repens 358.
Knautia arvensis 396.
Laminaria Cloustoni 188.
Larix europaea 403.
Lepidozia reptans 200.
Leptothrix buccalis Robin 82.
Lycopodium inundatum 190.
Macrocystis pyrifera 188.
Malachium aquaticum 322.
Malva sylvestris 303, 319.
Marchantia polymorpha 148.
Marchantia polymorpha, Brutknospen 411.
Marsilia Ernesti 254.
Melandryum album 322.
Metzgeria furcata 190.
Narcissus poëticus 428.
Neottia nidus avis 355.
Nicotiana latissima 320.
Nostocaceen 180.
Oedogonium diplandrum 415.
Ophioglossum vulgatum 390, 391, 392.
Orchis fusca 428.
Orobanche Hederae 163, 175.
Orobanche ramosa 375.
Oryza sativa 345, 352.
Osmunda regalis 388.
Oxalis stricta 321.
Papaver orientale, Umwandlung der Staubblätter in Fruchtblätter 123.
Peronospora calotheca 364.
Phalaenopsis grandiflora 173.
Phoenix reclinata 223.
Phyllobium dimorphum 415.
Pinus Pumilio 161.
Pinus Strobus 161.
Plocamium coccineum 153, 193.
Polygonum divaricatum 408.
Polytrichum commune 208.
Polyzonia jungermannoides 137.
Potentilla reptans 225.
Primula chinensis, abnorme Blüthe 117.
Prunus Padus 247.

Pilostyles Hausknechti 380.
Reseda luteola 316.
Riella helicophylla 150.
Rhinanthus minor 370.
Sarcina ventriculi Goods. 92.
Schema für Dichotomien 189.
Schema für den Uebergang der terminalen in die seitliche Organanlage 184.
Selaginella Martensii 159, 426.
Selaginella spinulosa 389.
Sempervivum tectorum, Umwandlung der Staubblätter in Fruchtblätter 123.
Senecio vulgaris 406.
Sinapis arvensis 317.
Spaltpilze, Formen 5.
Spaltpilze, Involutionsformen 9.
Spaltpilze, Schwärmerbildung 15.
Spaltpilze, Zoogloeenbildung 22.
Spirochaete Obermeieri Cohn 88.
Symphytum officinale 383.
Tilia ulmifolia 302.
Trifolium repens, Vergrünung 119.
Triglochin palustre 163.
Typha angustifolia 299, 313.
Utricularia vulgaris 236, 237.
Ulothrix 415.
Vegetationspunkte von Phaeophyceen 186.
Vibrio Rugula Müll. 87.
Viscum album 377.

Verzeichniss der Holzschnitte zu Bd. III, 2.

Abies, Längsschnitt durch die weibliche Blüthe 241.
Acer platanoides 310.
Aethallumformen 59.
Agrostemma 356.
Amaurochaete atra 46.
Amoebenformen 13.
Aphelidium deformans Zopf 67, 127.
Areale von Cytisus 231.
Badhamia punicea Beck. 148.
Bertholletia excelsa 639.
Bursulla crystallina Sorok. 112.
Calciumoxalatcrystalle 594, 595.
Calciumoxalatcrystalle in Membranen 597.
Cardamine pratensis 403.
Casparea porrecta 244.
Ceratium hydnoïdes, porioïdes 69.
Chenopodium ficifolium 358.
Chloroplasten 542, 562.
Chromatophoren 542.
Chromoplasten 549, 563.
Clathroptychium rugulosum Wallr. 48, 60.
Claytonia perfoliata 357.
Coelogyne Lagenaria 330.
Colpodella pugnax Cienk. 116.
Columnea Schiedeana 372.
Comatriche Friesiana de Bary 46.
Copromyxa protea Fayod 67.
Cornuvia serpulina Wigand 50.
Craterium, Sporocysten 45.
Cribraria, Capillitium 49.
Cribraria vulgaris Schrad. 142.
Dictydium cernuum 48.
Didymium farinaceum Schrad. 44.
Dioscorea Batatas 310.
Dryas octopetala, Formenreihe 213.
Drymaria gracilis 355.
Edwardsia grandiflora 244.
Enteromyxa paludosa Cienk. 114.
Entwicklung von Coleochaete pulvinata 238.
Entwicklung von Eudorina, Pandorina, Chlamydomonas 236.
Eranthis hiemalis 268, 314.
Euphorbia Pithyusa 354.
Ficus martinicensis 310.
Fuchsia 246.
Fuligo varians, Entwicklung des Fruchtkörpers 65.
Gefässbildung, schematische Darstellung der, 659.
Globoide 571.
Hepatica triloba 247.
Hymenocallis adnata 312.
Hymenocallis, Blüthe, monocotyle 242.
Karyokinese 532.
Keimung der Sporen der Mycetozoen 55.
Kerntheilung, direkte 529.
Kerntheilung, indirekte 532, 536.
Kieselkörper 604.
Krystalloide 671, 574.
Leukoplasten 548, 561.
Lindenia vitiensis 318.
Lycogala epidendron 168.
Lycogala flavo-fuscum Ehrenb. 50.
Manihot grandiflora 352.
Manihot salicifolia 352.
Mercurialis perennis 353.
Mirabilis longiflora 318.
Mycetozoën, Hemmungsbildungen 91.
Kalkablagerungen 73.
Olinia capensis 350.
Ortegia hispanica 356.
Pandanus utilis 340.
Plasmakörper der Zelle 502, 503.
Plasmodiocarpien 57.
Plasmodiophora Brassicae Wor. 130.
Polysphondylium violaceum 68.
Potentilla inclinata 383.
Proteïnkörner 571.
Protomonas amyli Cienk. 122.
Protomonas Spirogyrae Borzi. 123.
Pseudospora aculeata Zopf 117.
Pseudospora parasitica Cienk. 119.
Pseudosp. parasitica. Schwärmerentwicklung 34.
Pseudoplasmodium von Dictyostelium mucoroïdes Bref. 23.
Pseudoplasmodium eines wasserbewohnenden Mycetozoum 24.
Pyrenoide 546.
Ranunculaceen, Nectarien 248.
Ranunculus acer 248.
Ricinus communis 353.
Reticularia Lycoperdon 46.
Salisburia adiantifolia 301.
Salix 408.
Saponaria depressa 355.
Schwärmsporen höherer und niederer Mycetozoën 8.
Spathicarpa platyspatha 341.
Sporocystenformen mit mehrfach. Haut 40.
Spumaria alba Bull. 47.
Stärkekörner 578.
Stärkekörner, optisches Verhalten 583, 584.
Stemonitis ferruginea 62.
Stiel- und Hypothallusbildung 42.
Theilungsstadien von Amoeben und deren Kernen 19.
Theilungsvorgänge b. Schwärmern höherer und niederer Mycetozoën 11.
Tilmadoche mutabilis Rost. 44.
Tradescantia pilosa 246.
Trichiaceen, Capillitiumröhren 49.
Tüpfel, Doppel- 637.
Tüpfel, einseitige Hof- 639.
Tüpfel, Entwicklung der Doppel- (Hof-) 638.
Tüpfel, Perforation der 641.
Tüpfel, spaltenförmige 636.
Tüpfel, Tangential-, 635.
Urospermum, Blüthe dicotyle 242, 369.
Vampyrella multiformis *Zopf* 107.
Vampyrella polyblasta Sorok. 108
Vampyrella variabilis Klein 106.
Vampyrellidium vagans Zopf 100.
Wachs, Auflagerung 615.
Wandverdickungen, centripetale 632, 634.
Wielandia elegans, Diagramm 314.
Zellkerne 514, 521.
Zellkerne bei den Algen und Pilzen 517.
Zellmembran, Entstehung der 646.
Zellwand, verzweigte Canäle der 639.
Zoocysten, amoebipare 37.

Namen- und Sach-Register.

Band III, 1.

Abelmoschus 326.
Abies 265; A. canadensis 147 427; A. excelsa 276.
Abronia 296; A. umbellata 170.
Abtödtungsmethode 45.
Acacia 346; A. acanthocarpa 266; A. armata 266; A. heterophylla 241; A. horrida 266; A. Julibrissin 306; A. lophanta 260.
Acanthorhiza 359.
Acer 249; A. Pseudoplatanus 246 247 296 508; A. rubrum 296; A. tataricum 296.
Achillea Millefolium 217.
Achimenes 205; A. grandiflora 354
Acicarpha tribuloides 286.
Acorus 232.
Aconitum 289.
Adiantum Capillus 159.
Adoxa 249; A. moschatellina 252.
Adventivknospen 203.
Adventivwurzeln 353.
Aesculus 194; A. Hippocastanum 203 226 245.
Aethyl-Alkoholgährung 31.
Agrimonia 335; A. Eupatoria 305; A. pilosa 304.
Aldrovanda 240.
Ailanthus 318; A. glandulosa 311 347.
Alisma 304 349; A. Plantago 167 168 262.
Alliaria officinalis 119.
Allium 331; A. Cepa 347; A. fistulosum 218; A. nigrum 198; A. ursinum 141; A. Schoenoprasum 218 219.
Alnus glutinosa 244; A. incana 244; A. pubescens 244.
Alopecurus 143.
Alsine 292.
Althaea 304; A. rosea 333.
Amansia glomerula 162; A. multifida 182.
Ammobium 287; A. alatum 212.
Ammoniakgährung 30.
Amorpha 194.
Ampelopsis 193.
Anabaena 365.
Andraeea petrophila 183.
Androeceum, Entwicklungsgesch. des 294.
Androsaemum 303.
Aneimia hirta 423.
Anemone 311; A. Hepatica 288; A. nemorosa 288; A. ranunculoides 288; A. stellata 288; A. sylvestris 205.
Aneura 154 158 272 411; A. multifida 191.
Angelica sylvestris 325.
Angiopteris evecta 354; A. pruinosa var. hypoleuca 425.
Angiospermen 395.
Angraecum globulosum 355.
Anhangsgebilde, Entwicklung d. 335.
Antephora elegans 335.
Anthemis 195.
Anthoceros 364 384 423.
Anthriscus sylvestris 224.
Anthurium 220; A. longifolium 126 343.
Anthyllis 145 171.
Apium graveolens 360.
Apogamie 429.
Aponogeton distachyus 289.
Aquilegia 332; A. vulgaris 119.
Arabis 123 124.
Araucaria 248; A. imbricata 131.
Arceuthobium Oxycedri 379.
Archesporium 384.
Arisarum 364.
Aristolochia Clematitis 197, 407. A. Sipho 197.
Arum 220; A. maculatum 252.
Artanthe jamaicensis 201.
Asarum europaeum 306.
Ascococcus Billrothii 30 35 90.
Asparagus 269 271 342.
Aspidium filix mas 110 204 350; A. filix mas var. cristatum 429.
Astragalus 207 309 380; A. Cicer 232.
Astrocarpus sesamoides 313.
Atherurus ternatus 205.
Ausbildung, bilaterale 142; A., dorsiventrale 142 143; A., radiäre 142; A., symmetrische 142
Azolla 200 365; A. caroliniana 341.
Bacillus 4 5; B. erythrosporus 96; B. Leprae 96; B. ruber 96.
Bacteriaceen 48 51.
Bacterien 4 5.
Bacteriopurpurin 14.
Bacterium 48 51; B. aceti 6 9 51 52; B. acidi lactici 65; B. Anthracis 60; B. cyanogenum 53 55; B. cyanogenum 9; B. Fitzianum 52; B. janthinum 68; B. merismopedioïdes 6 56; B. Pastorianum 9 14 52 83; B. subtile 9 18; B. synxanthum 96; B. tuberculosis 67; B. tumescens 18 66; B. Ulna 65 66; B. Zopfii 68.
Balanophora 381 404; B. dioïca 369; B. involucrata 396.
Balanophoreen 368 381.
Bartsia 371.
Bdallorhizae 379.
Beggiatoa 11 48 74; B. alba 5 8 76 77 78; B. mirabilis 80; B. roseo-persicina 14 15 79.
Begonia 205 354.
Bellis 286; B. perennis 331.
Berberis 117; B. vulgaris 266.
Berlinia paniculata 379.
Beta vulgaris 360.
Biota orientalis 347 394.
Blasia 252 364 411 423.

Blatt, Formentwicklung 206 209.
Blattformen, abgeleitete 233.
Blattgrund 215.
Blattverzweigung 227; B., divergente 227.
Blattwachsthum 209.
Blätter, schildförmige 234.
Blechnum Spicant 110.
Blumenkrone, Entwicklung d. 288.
Blüthen, gefüllte 331; B., metamorphe 330.
Blüthenbildung im Allgemeinen 272.
Blüthenentwicklung der Angiospermen 277; B. der Gymnospermen 274.
Boragineen 327.
Bossiaea 268; B. ensata 270; B. heterophylla 270; B. microphylla 270; B. rufa 258 270.
Botrychium 387; B. Lunaria 111 294; B. matricariaefolium 112.
Botrydium granulatum 151.
Bougainvillea 296.
Brasenia 313.
Brassica 345; B. oleracea 194.
Brathys protifila 302.
Brizula 278.
Bupleurum 241; B. difforme 241.
Butomus 273; B. umbellatus 149 347.
Buttersäuregährung 29.
Cabomba 262.
Cacteenform 270.
Caelebogyne ilicifolia 430.
Caesalpinia 346.
Cajophora lateritia 338.
Cakile maritima 123.
Caladium 359.
Calendula 290 331.
Callithamnion 153.
Callitriche 265 277; C. verna 279.
Callitris quadrivalvis 161 402.
Calothamnus 301 303.
Calypogeia 182.
Calyptrogen 357.
Cannaceen 345.
Capparis spinosa 266.
Capsella bursa pastoris 141 165 166 345 349.
Cardamine 131; C. pratensis 204 350.
Carduus 212 268 299.
Carmichaelia australis 258 268 270.
Carum Bulbocastanum 169.
Cassia Fistula 309.
Cassytha 361 362.
Castanea 334 335.
Castelnavia princeps 340 357.
Casuarina 183 278; C. equisetifolia 260.
Catharinea 214.
Caulerpa 143 151.
Celosia cristata 125.
Cenchrus 127 129 334 342.
Centaurea 299; C. Cyanus 290.
Centradenia floribunda 205; C. rosea 147.
Centranthus Calcitrapa 287.
Centrolepis 278.
Cephalotaxus Fortunei 131 341.
Cephalotus follicularis 238.
Ceratophyllum 170 227 340.
Ceratopteris 199 273; C. thalictoides 423.
Ceratozamia 216; C. longifolia 401 427.
Cercis 171.
Cereus 270.
Ceropegeia elegans 290.
Chaerophyllum bulbosum 170.
Chaetophora 179.
Chamaerops macrocarpa 221.
Chara 212 419 420 421; C. aspera 420; C. fragilis 418.
Characeae 417.
Cheiranthus 332 333.
Chlamydomonas 151.
Cicer 171.
Cilien der Bacterien 15.
Cinclidotus aquaticus 410.
Circaea 249; C. alpina 410.
Cirrhus radicalis 359.
Cirsium 287.
Cissus 153.
Cistus 303 304; C. populifolius 282.
Citrus 306; C. Aurantium 170.
Cladodien 256.
Cladostephus 155.
Cladotricheen 48, 83.
Cladothrix 4 5; C. dichotoma 7 8 9 17 23 24 83 84; C. Försteri 7 85.
Clarkia 399.
Clathrocystis roseo-persicina 79.
Clematis Viticella 258.
Clostridium 5 48 69; C. butyricum 3 14 16; C. butyricum, Auftreten 69; C. Polymyxa 9 20 71 83.
Cobaea scandens 256 431.
Coccaceen 48.
Coccenformen 4.
Coix 176; C. Lacrymae 201.
Coleochaete 183 414, 416 417; C. scutata 152 177 417.
Colletia 271; C. spinosa 258.
Columella 273.
Commelina 283; C. stricta 407.
Commelinaceen 345.
Conomitrium Julianum 410.
Corallorhiza 340 361 365.
Coriaria 311 312 316 323; C. myrtifolia 311.
Cornus mas 338.
Cornucopiae 407.
Corydalis cava 170; C. claviculata 239; C. ochroleuca 170.
Crataegus Oxyacantha 271.
Crenothrix 48 72; C. Kühniana 10 16 17 72 73; C. polyspora 9.
Crocus sativus 347.
Cryptomeria japonica 274.
Cabomba caroliniana 266.
Cucurbita 176 289 318 360; C. maxima 239 240; C. Pepo 240 347.
Cultur, fractionirte 43.
Cuninghamia 274.
Cuphea 280 405; C. Zimapani 388 380.
Cupressus 255; C. sempervirens 402.
Cuscuta 175 362 372; C. epilinum 372 373.
Cutleria 152 157 415 416.
Cycadeen 395.
Cycas 272 273.
Cyclamen persicum 170.
Cyclanthera 134 135 328.
Cyperaceen 344.
Cypripedium spectabile 170 173.
Cytinus Hypocistus 381.
Cytisus Laburnum 194.
Dahlia 331.
Dammara 274 275.
Danaea 199.
Datura 327; D. Stramonium 336.
Daucus Carota 119 360.
Dauersporen 17.
Dauerzellen 17.
Delesseria 204.
Delphinium 311.
Dendrochilum glumaceum 174.
Dentaria bulbifera 410.
Dermatogen 130 344 351.
Desmanthus natans 359.
Desmodium gyrans 226.
Deutzia scabra 145.
Dextrangährung 48.
Dianthus barbatus 332; D. chinensis 332; D. Caryophyllus 332.
Dicraea algaeformis 356 357.
Dictyota 189.
Digitalis parviflora 178.
Dignität, morphologische 125.
Dionaea 238 240; D. elongata 356 357.
Diplococcen 10,
Dissochaete 359.
Dornsprosse 271.
Dornwurzeln 359.
Doronicum Pardalianches 242 251.
Dorstenia 187.
Drosera 205 336; D. capensis 259; D. rotundifolia 289.
Ectocarpus 152 179 187 414 416.
Eintrocknungsmethode 25.
Elodea 129 177 210 232; E. canadensis 264.
Embryobildung bei den Angiospermen 164; E. bei den Coniferen 160.
Embryonen, Saugorgan der 362 363.
Embryosack 382.

Emergenzen 336.
Endodermis 351.
Enteromorpha 181.
Entstehungsfolge der Organanlagen, intercalare 185 186.
Entstehungsfolge der Organanlagen, progressive 185.
Entwicklung d. Blumenkrone 288.
Entwicklung 61.
Entwicklung des Kelches 285.
Entwicklungsgeschichte d. Laubsprosses 157.
Entwicklungsgesch. d. Sprosses 157.
Ephedra 129 162 210 428.
Epidendron ciliare 173.
Epilobium 294 399.
Epipactis 194; E. palustris 170 173.
Epiphyllum truncatum 283 324.
Epipogon 340 361 364.
Equisetum 214 293 346; E. hiemale 202; E. Telmateja 139 209 211 212.
Eremolepis 294.
Ernährung 62.
Erodium 329; E. cicutarium 280 330.
Eryngium maritimum 325.
Eschholzia 330 397.
Essigferment 51.
Essiggährung 30.
Essigpilz 51 52.
Eucalyptus globulus 219 256.
Eudorina 152 414.
Euphorbia 155 197 266 279 405 407; E. Cyparissias 110; E. splendens 266; E. trigona 270.
Euphrasia 370 371.
Fadenformen 4.
Fagus 249 334; F. silvatica 203 228.
Farbstoffgährung 30.
Färbung 13.
Färbungsmethode 45.
Fäulnisspilze 29.
Fegatella conica 148.
Ficaria 341.
Ficus 226; F. elastica 232.
Fissidens 145 214 253.
Flexibilität 12.
Folgeblätter 252.
Fontinalis 183 278 424; F. antipyretica 199 211.
Forsythia 246.
Fortpflanzungsorgane, Entwicklungsgeschichte 382.
Fossombronia 154 252 253.
Fraxinus 243 244.
Fritillaria imperialis 329 360.
Froschlaichpilz 48 50.
Fruchtknotenbildung, apocarpe 309.
Fruchtknotenbildung, syncarpe 314
Fruchtknotenbild., syncarpe, unter Betheiligung d. Blüthenachsenspitze 319.
Fuchsia 116.
Fucus 204 415.
Funaria hygrometrica, Sporenkeimung 198.
Funkia 397; F. ovata 163 430,
Fuss 363.
Gährung, schleimige 30.
Gaillarda 287.
Galanthus 246.
Galeobdolon luteum 284.
Galium 214; G. Aparine 338; G. Mollugo 231; G. palustre 135 231 290 301; G. uliginosum 231.
Garidella Nigellastrum 354.
Gaura 393; G. biennis 399.
Geisselbildung 16.
Geisseln, Zahl der 15.
Gelatinekultur 44.
Genista sagittalis 268.
Geranium 171; G. sanguineum 295.
Geum 304 310 313 405.
Gingko 161 162 215 274.
Giraudia sphacelarioïdes 179.
Gladiolus 397.
Gleditschia 228; G. sinensis 182 198 203; G. triacanthos 182.
Gleotrichia 412.
Glyceria spectabilis 214 215 217 246.
Glycerinaethylbacterie 52 53.
Gnetaceen 394.
Godetia 399.
Goldfussia anisophylla 147.
Goodyera discolor 173.
Gramineen 344.
Greifwurzeln 360 370.
Griffel 308; G., Entwicklung 329.
Guarea 179 243.
Gunnera 233 353 364.
Gynaeceum, apocarpes 308; G. Entwicklungsgeschichte d. 307; G. monomeres 308; G., oberständiges, 309; G., syncarpes 308 314; G., syncarpes, mit basaler Placentation 318; G. syncarpes, mit parietaler Placentation 314; G., unterständiges 324.
Gymnocladus 346; G. canadensis 198.
Gymnogramme sulfurea 423.
Gymnospermentypus, Wachsthum der Wurzel 346.
Halopteris 189.
Haustorien 362 363.
Haplomitrium 342; H. Hookeri 198 271.
Hapteren 337.
Helianthus annuus 331; H. tuberosus 268; H.-Typus, Wachsthum der Wurzel 345.
Helleborus 250 251 292 329; H. calycina 311; H. foetidus 242 243; H. niger 242 243 267;
Helosis 368.
Herposiphonia 143 149 177 200.
Hesperis matronalis 120.
Heterachtia 170.
Heterophyllie der Wasserpflanzen 262.
Heupilz 28.
Hibiscus 318 326; H. syriacus 333; H. Trionum 124.
Hippocrepis 145.
Hippuris 177 210 262 264 265; H. vulgaris 140 347.
Hochblätter 250.
Hormogonien 11.
Hostienblut 94.
Hottonia 156 264.
Humulus Lupulus 230.
Hydnora africana 369; H. Johannis 369; Hydnoreen 369.
Hydrobryum 357.
Hydrocharis 232 262 344 412 413.
Hydrocotyle vulgaris 234.
Hydrodictyon 152.
Hymenophyllaceen 387.
Hyoscyamus 144 320; H. albus 395.
Hypecoum 301.
Hypericum 302 315; H. aegyptiacum 302 303.
Hypnum 146 194.
Impatiens 321.
Initialen 140.
Iriartea 359.
Iris Pseudacorus 398; I. variegata 219.
Isoëtes 179 271 409 426 427; I. lacustris 265 298 394.
Jeannerettia 182.
Juglans regia 197 290 248 346 405.
Juncaceen 345.
Juncus 267; J. effusus; J. conglomeratus 128 267.
Jungermannia bicuspidata 182.
Jungermanniae geocalyceae 156; J. ventricosa 411.
Juniperus 248 255 259; J. communis 256; J. Oxycedrus 379; J. virginiana 161 427.
Jussiaea 357; J. repens 357 358.
Kelch, Entwicklung des 285.
Kitaibelia 318.
Knautia arvensis 396.
Knospen, ruhende 200.
Kronenblätter, Umbildung der Kelchblätter in 331; K., Umbildung der Staubblätter in 331.
Kurzstäbchen 4.
Labiaten 327.
Lactuca 286.
Lagascaea 291.
Laminaria Cloustoni 188.
Lamium 405; L. album 290 338.
Lampsana 286.
Langsdorffia 368.
Langstäbchen 4.

Lappa 287.
Lappago racemosa 339.
Larix europaea 203 402 403.
Laserpitium latifolium 250.
Lathraea squamaria 367 371.
Lathyrus 144 260; L. Aphaca 117 225 257 258; L. Nissolia 257 258.
Lavatera pallescens 346.
Lemna 144 176 347.
Lepidozia 182; L. reptans 200.
Leptotricheen 48 72.
Leptothrix 4 5 48 80; L. buccalis 3 14 80 82; L. ochracea 83; L. parasitica 83.
Leucobryum 156 253.
Leuconostoc mesenterioides 12 18 21 48.
Liebmannia Leveillei 152.
Ligula 339.
Ligustrum 246.
Lilium bulbiferum 246 410.
Limosella 262.
Linaria 197.
Linum 327.
Liriodendron 226.
Listera ovata 170 173.
Loculamente 395.
Lonicera 194; L. Caprifolium 215; L. Xylosteum 145.
Lophocolea bidentata 204.
Lophophytum mirabile 368.
Loranthaceen 368.
Loranthus 289; L. pentandrus 327 328; L. sphaerocarpus 327 328 368 376.
Lupinus 171 234 235 346.
Lychnis 291; L. chalcedonica 332.
Lycopodium 248 250 276; L. aloïfolium 353; L. alpinum 190; L. annotinum 190; L. clavavatum 190 251; L. inundatum 190; L. Phlegmaria 353; L. Selago 117 177 251 353.
Lygodium palmatum 144.
Macrococcen 4 5.
Macrocystis pyrifera 188.
Macrosporangien, Entwicklungsgeschichte der 400.
Macrosporen 382.
Mahernia glabrata 405.
Malachium aquaticum 321 322 323.
Malaxis paludosa 205.
Malva 318 319 323 327; M. rotundifolia 287 304; M. sylvestris 287 303 304 319.
Mammillaria 270.
Mangifera indica 430.
Mannitgährung 30.
Marattia 353.
Marchantia 252 330; M. polymorpha 148 149 411.
Marsilia 143 200; M. Ernesti 253; M. quadrifolia 263.
Mastigobryum 182.
Matricaria 286.
Medicago 171.
Medinilla radicans 359.
Melampyrum 361.
Melandryum album 322 332.
Melastomaceen 327 359.
Melianthus major 232.
Membran der Spaltpilze, chemische Beschaffenheit 12; M. d. Spaltpilze, Wachsthum 12.
Menispermum canadense 197.
Mentha 291.
Menyanthes trifoliata 347.
Mercurialis 407.
Mesembryanthemum 327; M. radiatum 155; M. stelligerum 155.
Metzgeria 149 182; M. furcata 190 191 204.
Micrococcen 4 5.
Micrococcus aurantiacus 95; M. bombycis 93; M. chlorinus 95; M. diphtheriticus 93; M. Erysipelatis 93; M. luteus 96; M. prodigiosus 39 40 94; M. pyocyaneus 89; M. ureae 33 94; M. Vaccinae 92.
Microsporangien 395; M. der Gymnospermen 393.
Microsporen 382.
Milchsäuregährung 29.
Milzbrandpilz 61.
Mimosa 306.
Mirabilis 296; M. Jalappa 355.
Mnium punctatum 213.
Monas Okeni 5.
Monopodium 192.
Monotropa 325 447 362 366 405.
Monstera 149 220 221.
Monasform 5.
Morphologie 70; M. u. Entwicklungsgeschichte 114; M., Geschichtliches; M., Teratologie 114.
Musa Cavendishii 198.
Mutisia 361.
Mühlenbeckia 268; M. platyclada 258 270.
Mycoderma aceti 12 37.
Myconostoc gregarium 88.
Mycoproteïn 12 13.
Mycosen, bacteritische 3.
Myosurus 280.
Myrionema 152.
Myriophyllum 156 207 227 341 412.
Myrmecodia 359.
Myrtaceen 301.
Myzodendron 376.
Najas 183 265 278.
Narbe, Entwicklung 329.
Narcissus poëticus 428.
Nassavia 290.
Nasturtium officinale 204 350; N. sylvestre 204 350.
Nebenblätter 228.
Nebenkrone 339.
Neckera 146 199.
Nelumbium 234; N. luteum 235.
Neottia 131 261 347; N. nidus avis 126 343 354 355.
Nepenthes 238 239 240.
Nicotiana latissima 260.
Niederblätter 243.
Nitella flexilis 418; N. flabellata 419 420; N. gracilis 419; N. syncarpa 418.
Nostoc 364.
Nostocaceen 180.
Nothoscordium fragrans 430.
Nuphar 146 262 353 354; N. luteum 350 398.
Nymphaea 117 146 262; N. alba 398.
Oberblatt 215.
Oedogonium curvum 416; O. diplandrum 415 417; O. rivulare 416.
Oenothera 325 399.
Ononis 171; O. Natrix 260.
Ophidomonaden 5.
Ophidomonas sanguinea 15.
Ophioglossum 199 204 384 388 390; O. pedunculosum 204; O. vulgatum 391 392.
Ophrys 361.
Opuntia 270.
Orchideen 367.
Orchis 361 405; O. fusca 428; O. latifolia 173; O. mascula 194.
Organanlage, seitliche 184; O. terminale 184.
Organbildung 135.
Ornithogalum 397; O. pyrenaicum 407.
Orobanche 268; O. Hederae 163 175 347 362 365 374; O. ramosa 375.
Orobanchen 367.
Orobus 144; O. tuberosus 258; O. vernus 258.
Oryctanthus 379.
Oryza sativa 345 352 353.
Osmunda regalis 110 387 388.
Ouviranda ſenestralis 220.
Oxalis 320; O. bupleurifolia 241; O. lasiandra 235; rusciformis 241; O. stricta 205 310.
Packet-Spaltpilze 91 92.
Padina Pavonia 177.
Paeonia arborescens 409.
Pandorina 414.
Papaver 320, 330; P. orientale 122 123.
Parasiten 1 361 367; P., Organentwicklung der 370; P., Rückbildung der Blüthen, Embryobildung 366; P., Rückbildung der Vegetationsorgane 365.
Paris 268; P. quadrifolia 268.
Passiflora 271.
Pavia macrostachya 296.
Pavonia 318.
Pediastrum 151.
Pedicularis 370 371.

Peireskia 260 270 342.
Pellia 411 423.
Pennisetum 201.
Pentstemon 295.
Peperomia 273 354.
Periblem 140 345 351.
Peronospora calotheca 364.
Peronosporeen 363.
Petasites 268.
Petunia 298; P. hybrida 332 333.
Phajus Wallichii 173.
Phalaenopsis 173.
Phaseolus 171 176; Ph. multiflorus 194 229 347.
Philadelphus coronarius 332.
Philodendron 360.
Phleum 143.
Phoenix reclinata 221 223.
Phoradendron 294.
Phragmidiothrix 48 80; Ph. multiseptata 80.
Phtirusa 360.
Phyllanthus 268 270; Ph. cernua 270.
Phyllobium dimorphum 415.
Phyllocladien 268.
Phyllocladus 216 256 259 269; Ph. trichomanoides 149.
Phyllodien 241.
Phyllosiphon Arisari 364.
Phytolacca 196; Ph. icosandra 300
Picea excelsa 427.
Pigmente 14.
Pigmentgährung 30.
Pilularia 143 200.
Pilz der Hühnercholera 91.
Pilz der blauen Milch 53; Entwicklungsgeschichte 54.
Pilz der rothen Milch 94.
Pilz der Zahncaries 80.
Pinguicula vulgaris 281.
Pinus 162 211 216 276; P. Pumilio 293; P. Pinaster 427; P. Strobus 161; P. sylvestris 202 116 255 390 394.
Pirus 326; P. communis 310; P. Malus 271.
Pistia 341 344 347 353.
Pisum sativum 346 347 348.
Plocamium coccineum 153 191 193
Placenta 273.
Plantago 194.
Plerom 140 345 351.
Podocarpus 245.
Podophyllum peltatum 235.
Podostemaceen 337 356.
Podostemon Ceratophyllum 356.
Pollenkorn 382.
Pollensäcke 395.
Pollexfenia 182.
Polyembryonie 430.
Polygonum 213 232; P. amphibium 205 263 350; P. divaricatum 408; P. Fagopyrum 353; P. viviparum 410.
Polypodium quercifolium 144; P. Heracleum 144.
Polysiphonia 182.
Polytrichum 208 253 314; P. commune 208.
Polyzonia 207; P. elegans 182; P. incisa 182; P. jungermannoïdes 137 138 153 177 182.
Pomaceen 346.
Pontederia crassipes 359.
Potamogeton 40; P. natans 232 265 292 293; P. perfoliatus 232 301.
Potentilla 305; P. anserina 225 226 227; P. fruticosa 232 305; P. nepalensis 306; P. reptans 225 226 227; P. Tormentilla 285 287.
Pothos 220 359.
Primärblätter 251; P., Angiospermen 256; P., bei den Coniferen 255; P., Gefässkryptogamen 253; P., Laubmoose 253; P. bei den Lebermoosen 252.
Primordialblatt 215.
Primula sinensis 117 332 405.
Prosopanche Burmeisteri 370.
Prothallium 382.
Proteaceen 346.
Prunus avium 267 268; P. Padus 244 247 249 250 340; P. serotina 340; P. spinosa 285 291.
Pseudoverzweigung 7.
Pilostyles 369; P. aethiopica 379; P. Hausknechti 380 381.
Psilotum 272 273 278 342 384.
Pteris aquilina 423; P. cretica 429
Punica Granatum 327.
Pyrethrum 287.
Pyrolaceen 367.
Pyrola rotundifolia 367.
Quercus 230 240.
Radula 157.
Rafflesiaceen 369.
Ranken 239 271.
Ranunculus 310 311 312; R. arvensis 260; R. auricomus 329 332; R. caenosus 264; R. divaricatus 264; R. aquatilis 264 265 266; R. Ficaria 169 288 380; R. fluitans 350; R. hederaceus 264; R. hederaefolius 265; R. lingua 258; R. longirostris 264; R. sardous 312; R. sceleratus 265.
Raphanus 345.
Receptaculum 273.
Reseda 281 306 315; R. luteola 316; R. odorata 119.
Rhamnus Frangula 245; Rh. infectoria 340.
Rheum undulatum 232.
Rhinanthaceen 361 367 370.
Rhinanthus 361 366; Rh. minor 370.
Rhipsalis Cassytha 259; Rh. paradoxa 259.
Rhizinen 340.
Rhizoïden 340.
Rhus 328.
Rhytiphloea pinastroides 182; Rh. tinctoria 182.
Riccia 203 272 330 423.
Ricinus 234; R. communis 191.
Riella 392; R. helicoides 150.
Rindenwurzeln 377.
Rivularia 180.
Robinia 233; R. hispida 233; R. Pseudacacia 233; R. viscosa 233.
Rosa 310 311 332; R. canina 228; R. livida 407 408.
Rubus 282; R. fruticosus 338; R. Idaeus 305 306.
Rumex 300.
Ruppia 131 292 293; R. rostellata 172 350.
Ruscus 260 269; R. aculeatus 269 271; R. Hypoglossum 209; R. racemosus 269.
Sagittaria 254 265 345 351 413; S. sagittaefolia 261; S. vallisneriaefolia 261 262.
Salix 194; S. nigricans 194; S. pruinosa 355; S. vitellina 355.
Salvinia 172 273 349 387; S. natans 266.
Samenknospen, Stellung 314.
Samenknospen, Ursprungsort bei den Angiospermen 404.
Samenknospenentwicklung d. Coniferen 402; S. der Cycadeen 400.
Samolus 326.
Sanguisorba officinalis 313.
Santalaceen 367.
Saprophyten 1 367; S., Rückbildung der Vegetationsorgane 365.
Sarcina ventriculi 11 14 91.
Sauromatum 220.
Saxifraga granulata 411.
Scapania nemorosa 411 424.
Sciadopitys 216 255.
Scheidenbildung 12.
Schichtzellen 383.
Schistostega osmundacea 145.
Schraubenformen 4.
Schraubenzustände, Entwicklung der 7.
Schutzscheide 351.
Schwärmerkolonien 16.
Schwärmfähigkeit 16.
Schwefel 13.
Schwimmblätter 262.
Schwimmwurzeln 357.
Scybalium fungiforme 368.
Scytonema 7 180.
Secale cereale 194.
Sedum Fabaria 194.
Selaginella 273 276 278 308 410; S. caulescens 426; S. denticulata 389; S. Kraussiana 342; S. Lyalli 124; S. Martensi 159 342 427; S. spinulosa 389.
Sempervivum tectorum 122 123.

Sendtnera 342; S. Sauteriana 271.
Senecio 286; S. vulgaris 406.
Senker 378.
Setaria 201 342.
Sexualorgane, Entwicklung der 410; S., Entwicklung der, bei den Angiospermen 428; S., Entwicklung der, bei Gefässkryptogamen 425; S., Entwicklung der, bei den Gymnospermen 420; S., Entwicklung der, bei den Laubmoosen 424.
Sexualzellen, Entwicklung der, bei den Thallophyten 413.
Silene nutans 332; S. Viscaria 332.
Sinapis 345; S. arvensis 317.
Siphoneen 151.
Sirogonium 454.
Sisymbrium 195.
Smilax aspera 337.
Sobralia macrantha 174.
Sohle des Carpelles 310.
Soja 171.
Solanum robustum 338.
Sorbus aucuparia 203.
Spaltalgen 1.
Spaltpilze, aërobie, 36; S., aërophyta 36; S., Einfluss der Ernährung auf 27; S., Entwicklungsgang 6; S., Ernährung der, 24, durch Fleischextrakt 26, durch Mineralstoffe 25; S., Ernährung durch organische Verbindungen 24; S., Fragmentbildung 11; S., Fermentbildung durch, 31; S., Formenkreis 4; S., Gonidien der, 6; S., Involutionsformen der, 9; S., Morphologie 3; S., Phosphorescenzerscheinungen durch 32; S., Reagens auf Sauerstoff, 37; S., saprogene, 29; S., Sporenbildung der, 17; S., Stellung im System 1; S., Theilung 11; S., vegetative Zustände 4; S., Verhalten gegen Electricität 38; S., Verhalten gegen Gase 36; S., Verhalten gegen Gifte 41; S., Verhalten gegen Säuren und Alkalien 40; S., Verhalten gegen Temperatur 33; S., Vorkommen 1; S., Widerstandsfähigkeit gegen Temperatur 35; Wirkungen d., auf das Substrat 28.
Sparganium ramosum 195.
Spergularia 292.
Sphagnum 156 199 253 363.
Sphaeralcea 326.
Sphaerotilus natans 86.
Spiraea 145 234; S. Lindleyana 227; S. lobata 227; S. sorbifolia 227.
Spirillen 4 5.
Spirillum 15; Sp. amyliferum 89.
Spirobacterien 4.
Spirochaete plicatilis 87 88; Sp. Obermeieri 87 88.
Spirochaeten 5.
Spiromonaden 5.
Spirulinen 5.
Sporangien, Bau der 383; S., Entwicklung der 384; S., Form der 384.
Sporangien, Wand der 383.
Sprosse, wurzelähnliche 272.
Sprossformen, metamorphe 268.
Stachys recta 296.
Stäbchenformen 4.
Stärkeartiger Stoff 14.
Stanhopea oculata 174.
Sterilisirung 42.
Stichonema occellatum 180.
Stigonema 181.
Stipulae 228.
Stipellen 233.
Strutanthus 360; St. complexus 379.
Stratiotes 232 341 344 647; St. aloides 170.
Streptobacteria 10.
Streptothrix 85.
Stylus 308.
Styrax officinalis 295.
Symmetrieverhältnisse 141.
Sympodium 192.
Symphoricarpus racemosa 182 328.
Symphygyna 202.
Symphytum 212 268 405; S. officinale 338 383; S. orientale 396.
Syringa 194 229 246.
Tanacetum 287.
Tapetenzellen 383.
Taraxacum 287 290.
Taxus 273 293; T. baccata 161 347.
Tetragonia 306; T. expansa 306.
Thalictrum aquilegifolium 233.
Thesium 197 367 368 370 371; Th. ebracteatum 195.
Thuidium 146 199.
Thuja 146 147 199 208 255; Th. occidentalis 347.
Tilia 195 252; T. europaea 360; T. ulmifolia 302.
Tinnantia 170.
Tolypothrix 7.
Torula 10.
Trabeculae 392.
Tragopogon 286.
Trapa natans 169.
Trichome 336.
Trifolium 171 235 260; T. montanum 232; T. pratense 187 281; T. repens 119; T. subterraneum 331.
Triglochin palustre 163.
Trigonella 171.
Tristicha hypnoïdes 356.
Triticum 176.
Trollius europaeus 288.
Tropaeolum 234 397; T. majus 229 230.
Tulipa Gesneriana 407.
Tute 232.
Typha 187 298; T. angustifolia 299 313.
Ulex europaeus 258 266.
Ulothrix 151 415.
Umbelliferen 346.
Umbilicus 204; U. pendulinus 234 235.
Umbraculum 202.
Urtica 144; U. dioïca 230 339; U. urens 338.
Utricularia 144 172 207 215 260; U. 272 281 311 339 340; U. Blattentwicklung 236 237.
Vaccinium Myrtillus 145.
Valeriana 191 328.
Valerianella 328.
Vallisneria 210 262 345.
Vanilla aromatica 359.
Vaucheria 151 157 414 417.
Vegetationskörper, Formverhältnisse der 150.
Vegetationspunkt 176; V., Art der Organanlage 181; V., Entstehungsfolge der Organanlagen am 185; V., Form und Lage 177.
Vegationspunkte, Characteristik 176; V., interculare 179.
Verbascum 284 405; V. nigrum 295.
Verdünnungsmethode 43.
Vergallertung 13.
Vergleichende Morphologie 133.
Verkümmerung 200.
Veronica 291; V. Anagallis 265; V. Beccabunga 205 295 350 354.
Verwachsung, congenitale 134.
Verzweigung, dichotome 189; V., seitliche 192.
Verzweigungsmodus 188.
Vibrio Rugula 4 9 86 87; V. serpens 9.
Vibrionen 5.
Viburnum 331; V. Opulus 116 245.
Vicia 144; V. Cracca 143; V. Faba 124 125 229 243; V. sativa 346.
Vidalia volubilis 182.
Viola 318; V. tricolor 317.
Viscum 366; V. album 294 376 377; V. articulatum 327 368.
Vitis 271; V. vulpina 196.
Volvox 404; V. globator 152.
Wachsthum der Wurzel mit gemeinsamem Theilungsgewebe 346.
Welwitschia 428 429; W. mirabilis 216 363.
Winterruheknospen 412.
Wolffia arrhiza 272 340.
Wunderblut 94.

Wurzel, Entwicklungsgeschichte der 340.
Wurzelhaare 347.
Wurzel, Regeneration des Vegetationspunktes der 347.
Wurzelträger 342.
Wurzel, Verkürzung der 347; W., Wachsthum der, bei den Gefässcryptogamen 346.
Wurzeln, Adventiv- und Neben-Bildung von 350; W., Anlegung der, am Embryo 348; W., Charakteristik 341; W., Entwicklungsperiode der 360; W., metamorphe 355; W., rübenartige 360; W., Wachsthum 341; W., Wachsthum bei den Dicotylen 345; W., Wachsthum bei den Monocotylen 344.
Xeranthemum macrophyllum 299.
Xylophyllum 128.
Zamia muricata 274.
Zanichellia 265 270 311.
Zea Mays 347 348.
Zellcomplex, sporogener 383.
Zellanordnung 135.
Zingiberaceen 345.
Zinnia elegans 331.
Zoogloea ramigera 7 24.
Zoogloeen, Entstehung der 21.
Zoogloeenzustände 20.
Zostera 279 292 293.

Band III, 2.

Abänderungen, individuelle 263.
Abarten 263.
Abies 183 241; A. alba 520; A. excelsa 514; A. Nordmanniana 574; A. pectinata 574.
Acraciae phyllodineae 446.
Acaena 449.
Acanthaceen 434 599.
Acanthephippium silhetense 554.
Acanthus 632.
Acer 601.
Acetabularia 599.
Aconitum 249.
Acorus 436.
Acrasieen 131.
Acrasis 135; A. granulata 135.
Acroglochin chenopodioides 358.
Actinophrys 14.
Actinophrysform 14.
Actinophrys sol 27 32.
Actinostrobus 223.
Adansonia digitata 438.
Aequatorialplatte 532.
Aërides odoratum 632 633.
Aethalien, Entwicklung der 64.
Aethaliopsis 149; A. stercoriformis 45 51 59 61 150.
Aethalium 58; A. septicum 510 511.
Agaricus campestin 519.
Aggregationsplasmodium 23 24.
Agrostemma 356.
Aleuronfleck 569.
Aleuronkörner 568.
Alocasia odora 514 575.
Aloë 406; A. verrucosa 614.
Alpinia chinensis 578.
Alter, ungleiches, der Arten 209.
Althaea rosea 650.
Alyssum 599.
Amaurochaetaceen 154.
Amaurochaete 158; A. atra 45 46 75 158.
Amoebe bilimbosa 17; A. radiosa 102.
Amoeben, Bewegung der 21; A., Farbstoffe der 17; A., Kern der 15; A., Vorkommen bei anderen Organismen 22; A., Nahrungsaufnahme der 20; A., Plasma der 13; A., Theilung 18 19; A., Vacuolen 16; A., Verbreitung der 21; A., Verhältnisse der, zu der Zoosporenform 21.
Amoebochytrium 8 23.
Amoeboïdität 7.
Amsinkia intermedia 549.
Amylodextrin 585.
Amylumkerne 544 580.
Anadyomene 517.
Anaplasten 540.
Anastatica hierochuntica 681.
Anchusa officinalis 570.
Anemone Hepatica 269; A. narcissifolia 270.
Angiopteris 602 623.
Angiospermen, Charactere der 303
Anonaceen 434 441.
Antheren, Oeffnen der 681.
Anthoceros 646; A. laevis 542 562.
Aphanomyces 519.
Aphelidium 127; A. deformans 66 67 127.
Apocyneen 434.
Appositionstheorie 647 586.
Araceen 433 441.
Araucaria 183 440; A. brasiliensis 634.
Arcyria 163; A. dictyonema 51; A. Friesii 42; A. incarnata 165; A. Oerstedtii 51; A. punicea 51 75 165; A. nutans 164.
Arcyriaçeen 162.
Arcyrientypus 50.
Achlya 564.
Armeria vulgaris 649.
Artbegriff 258.
Artbildung, Wirkung der — auf coenobitischem Wege 227.
Artocarpus 441.
Asclepiadeen 434.
Aster 522 531.
Asteriscus pygmaeus 681.
Astragalus 439.
Atrichum undulatum 562.
Attalea 299.
Augenfleck, Funktion 566; A., Vermehrung 566.
Autoplasten 540.
Avena sterilis 636.
Azolla 561 562 609.
Azorella lycopodioides 217.
Bacteroiden, Funktion der, 367.
Badhamia 147; B. panicea 147 148.
Bambusa 635.
Bambuseen 433.
Banksia 446.
Basidiobolus 538; B. ranarum 519.
Baumtypus 45.
Begoniaceen 442.
Benincasa cylindrica 615 616.
Bertholletia 569.
Bertholletia excelsa 572 592 639.
Beziehungen zwischen Alter, Organisationshöhe und Organisation 182.
Beziehung der optischen Elasticitätsachsen zur Quellung 678.
Bignoniaceen 434.
Bixaceen 434.
Blasia pusilla 601.
Blastomyceten 519.
Blüthen 241.
Blüthenentwicklung 181.
Bolax 207 449.
Bombaceen 434.
Borasseen 436.
Boragineen 599.
Brachyglottis 204.
Bromeliaceen 435.
Broussonetia 600.
Bryonia dioica 549 552.
Bryopsis 568; B. plumosa 543 546.
Bursulla crystallina 26 111 112.
Bursullineae 111.
Büttnerieae 434.
Buxus 43 56 564.
Calameen 436.
Calcariadeen 143.
Calciumcarbonat, chemisch. Nachweis 598.
Calciumoxalatkrystalle, Anisotropie 595; C., Krystallsystem der 594; C., Nachweis der 593.
Callitris 223 447.

Callus 680.
Calocedrus 222.
Camelliaceen 434.
Campanula Trachelium 526.
Campanulaceen 515.
Canna 557 581; C. Warszewiczii 578 579.
Capillitien der Peritrichineen, Funktion 94; C. der Stereonemeen, Funktion 94; C. der Trichiaceen, Funktion 94.
Capillitium 43.
Capsella 599.
Carapa procera 438.
Carduus 267.
Carica 314.
Caryota sobolifera 604; C. urens 604.
Caryoteen 436.
Casparea porrecta 244.
Castanea atavia 208; C. pumila 220; C. Ungeri 208; C. vesca 200.
Castanopsis 220 221.
Cattleya Skinneri 632.
Caulerpa 516.
Cauto-Rinde 603.
Caulome 240.
Cellulosemembran 498; C. Reactionen der, 610 611; C., Verholzung 617.
Celtis 599; C. australis 601.
Centrolepideen 443.
Ceratium hydnoïdes 18 21 69 174; C. porioides 18 21 69 174.
Ceratophyllum demersum 626.
Cerinsäure 611.
Cerinthe glabra 601.
Ceroxylon 225.
Chaetocladium Jonesii 519.
Chaetophora 599.
Chamaecyparis sphaeroidea 576 577.
Chamaedorea Schiedeana 615.
Chamaelaucieae 446.
Chamaerops 225.
Chara aspera 599; Ch. foetida 518 520.
Characeen 518 529 547 560 565.
Charakter der Monocotylen und Dicotylen 307.
Chelidonium majus 585.
Chenopodium ficifolium 358; Ch. Quinoa 579.
Chlamydomonas 236.
Chloroleuciten 540.
Chlorophyll 555.
Chlorophyllgelb 555.
Chlorophyllgrün 555.
Chlorophyllkörper 510.
Chloroplasten 540; Ch., feinere Structur der 553; Ch., Function der 543; Ch., Gestalt 591; Ch., Verbreitung 591.
Chondrioderma difforme 8 25 26 31 39 40 55 90; Ch. globosum 39; Ch. pezizoides 43; Ch. spumarioides 42 43; Ch. radiatum 46.
Chromatinkugeln 523.
Chromatophoren 501 550 548; Ch. von Chara foetida 560; Ch., chemische Zusammensetzung der, 554; Ch., Durchschnürung der, 559; Ch., Einschlüsse der, 556; Ch., farblose, 510; Ch., Metamorphosen der, 562; Ch., Neubildung der, 560; Ch. von Osmunda 562; Ch., Zerschneidung der, 559.
Chromoleuciten 540.
Chromoplasten 540; Ch., Umwandlung der, 563.
Chrysobalaneen 434.
Chylocladia claviformis 567.
Cilien 8; C., Anheftungsweise der, 564; C., chemische Zusammensetzung 565; C., Empfindlichkeit 565; C., Neubildung 565; C., Vermehrung 565.
Circaea alpina 292; C. intermedia 292; C. lutetiana 292; C. pacifica 292.
Cirsium 267.
Citrus medica 595; C. vulgaris 595 597.
Cladophora 517 523 542 564.
Cladothrix 605.
Clathroptychiaceen 137.
Clathroptychium 137; Cl. rugulosum 47 48 60 138.
Claviceps purpurea 519.
Claytonia perfoliata 357.
Closterium 602 605.
Clusiaceen 434 441.
Cochleopodium pellucidum 17.
Cocoineen 436.
Cocos 293.
Codium 517 523.
Codosiga Botrytis 565.
Coëfficient, isotonischer, 694.
Coeloblasten 449.
Coelogyne Lagenaria 330.
Coleochaete pulvinata 238.
Coleonemata 43; C., Netztypus, einfacher, 47; C., Sporen 51; C., Strauchtypus 51.
Coelonemeen 159.
Colpodella 21 115; C. pugnax 34 116.
Columella 42.
Columniferen 434.
Comatricha 155; C. Friesiana 11 45 46 75 156; C. typhina 156.
Combretaceen 434.
Commelinaceen 433.
Commidendron 204.
Coniferen 571.
Continuität der Areale 204.
Convolvulaceen 434.
Copromyxa 132; C. protea 13 14 18 91 92 132.
Coriaria 317.
Cornuvia 165; C. serpula 165.
Cornus canadensis 230; C. herbacea 230; C. sibirica 630; C. suecia 230.
Corydalis 516; C. cava 539.
Cosmarium 602.
Costus 436.
Crassula 446.
Craterium 146; C. leucophaeum 41 45 146; C. vulgare 45 147.
Cibraria 141; C. argillacea 75 143; C. macrocarpa 75; C. pyriformis 48 49 142; C. rufa 49 141; C. vulgaris 48 142.
Cribrariaceae 139.
Crocus 549.
Cryptocoryne ciliata 305.
Cucurbita 515 516; C. Pepo 632.
Cucurbitaceen 571 600.
Cupressineen 597.
Cuscuta 591.
Cuticula 612.
Cuticularfalten 630.
Cuticularschicht 612.
Cyanophyceen 518.
Cystosira ericoides 567.
Cyrtosperma 436.
Cycas circinalis 595; C. revoluta 614.
Cyclanthaceen 435 442.
Cynara Scolymus 674.
Cystenbildung 33.
Cystolithen 598; C., Entwicklung, Gestalt 600.
Cystosira barbata 518.
Cytisus biflorus 231 232; C. ciliatus 231 232; C. elongatus 231 232; C. glaber 231 232; C. hirsutus 231 232; C. leiocarpus 231 232; C. ponticus 231 232; C. purpureus 231 232; C. ratisbonensis 231 232.
Cytoplasma, feinere Structur des, 504; C., chemische Zusammensetzung, 507.
Dactylosphaera radiosa 102.
Daedalea 613.
Dammara 242 440 597.
Daphne Blagayana 562.
Dasycladus clavaeformis 577.
Daucus Carota 549.
Dentaria 588.
Derbesia 523.
Dermatosomen 645.
Desmidiaceen 517 624 625.
Desmidium 602.
Deutzia 606; D. gracilis 606.
Diachea 153; D. elegans 26; D. leucopoda 153.
Diatomeen 517 523.
Dickenwachsthum 647 648.
Dicotylen, die hauptsächlichsten Blüthen- und Fruchtcharaktere 468; D., Uebersicht der Eintheilung 343.

Dictydium 140; D. cernuum 47 48 75 140.
Dictyosteliaceae 134.
Dictyostelium 134; D. lacteum 135; D. mucoroïdes 15 18 22 134; D. roseum 135.
Didymiaceen 150.
Didymium 150; D. complanatum 151; D. difforme 151; D. farinaceum 41 43 73 151; D. physaroides 42 43; D. serpula 79 91 92; D. squamulosum 73.
Differenzirungsstäbchen 613.
Diffusionszone 668.
Digitalis 230.
Dilleniaceen 434.
Dimargaris crystallinus 574.
Dioscorea Batatas 310.
Dioscoreaceen 433.
Diospyreeen 434.
Diplophysalis 124; D. Nitellarum 20 34; D. stagnalis 8 10 11 20 34 42 85 125; D. Volvocis 126.
Dipterocarpeen 435.
Discokrystalle 585.
Discontinuität der Areale 204.
Dispirem 532.
Doppelhautbildung 39.
Dorstenia 599.
Dracaena arborea 597; D. Draco 597; D. reflexa 597.
Drosera rotundifolia 690.
Dryandra 446.
Dryas chamaedrifolia 213; D. Drummondi 294; D. integrifolie 213 214; D. octopetala 213 294.
Dyaster 532.
Drymaria gracilis 355.
Ectoplasma 13.
Edwardsia grandiflora 244.
Eiweiss, actives 509; E., lebendes 509.
Elaeis 569 571; E. guineensis 438 592.
Elaeocarpus photinifolius 209.
Elaterentypus 50.
Elisanthe noctiflora 599 612.
Embothrium 218.
Empusa 519.
Encephalartos 300.
Enchylema 28.
Endodermis 613.
Endoplasma 13.
Endosporeae 136.
Endosporium 630.
Endotricheae 143.
Endyomena polymorpha 36 37 38.
Enerthenema 157; E. papillosa 43 157.
Enerthenemeen 157.
Entada 438.
Enteridium 139; E. violaceum 51 139.
Enteromyxa 113.
Enteromyxa paludosa 30 61 75 114.
Entwicklung der Arten u. Unterarten in continuirlichem Areal 212.
Entstehung von Lücken im System und Areal 203.
Entstehung, mono- oder polyphyletische 210.
Epacrideen 443.
Ephedra 300 597.
Epidendron ciliare 642.
Epipactis palustris 646.
Epiphyten 488.
Epiplasma 508.
Episporium 630.
Equisetaceen 605.
Equisetum 562; E. arvense 562.
Eranthis hiemalis 268 314.
Ericaceen 443.
Eriocauleen 446.
Ervum 569.
Eryngium 309.
Erysiphe communis 589.
Etiolin 555.
Euastrum 602.
Eucalyptus 446.
Eudorina 236.
Euglena 564 565 566; E. oxyuris 542.
Euglenaceen 590.
Eumycetozoën 131.
Euphorbia 515; E. Peplus 609; E. Pithyusa 354; E. splendens 579.
Euphorbiaceen 434 515 571.
Excretblasen 77.
Exine 630.
Exosporeae 173.
Exosporium 630.
Faba 569.
Fadenknäuel 531.
Fagus 221 447 601; F. Deucalionis 208; F. Feroniae 208; F. ferruginea 208; F. ferruginea fossilis 208; F. japonica 208; F. Sieboldi 208; F. sylvatica 606; F. sylvatica pliocena 208.
Farbstoffe, braune 75; F., gelbe 74; F., grüne 75; F., rothe 75; F., violette 75.
Farbstoffkörper 540.
Farbstoffkrystalle 551; F., Anisotropie 551; F., Verbreitung 552.
Farbstoffe der Mycetozoën 76; F., nicht krystallinische, 552.
Färbung, winterliche, 46 53.
Fegatella conica 634.
Ficus 600; F. elastica 514 601; F. martinicensis 309.
Flächenwachsthum 647 648 652.
Floren, Gesetzmässigkeit für die Umbildung der 192.
Florenelement, neotropisches 435; F., palaeotropisches 435.
Florenreich, antarktisches 449; F., australasisches 446; F., indisches, 439 447; F., innerasiatisches 454; F., mediterran-orientalisches 452; F., neotropisches 441; F. des mittleren Nord-Amerika 456; F., nordisches 457; F., ostafrikan. Insel- 439; F., ostasiatisches 455; F., südafrikanisches 445; F., tropisch-afrikanisches 437; F., tropisch-amerikanisches 441
Florenreiche 428; F., die australen 442; F., boreale 449; F., Feststellung des Beginns in d. Specialisirung der 189; F., Herausbildung der gegenwärtigen Verhältnisse 100; F., Herausbildung d., durch Klimawechsel und geologische Trennungen 187; F., tropische 432; F., Ueberblick über die Entwicklung der 412; F., Vertheilung der Ordnungen des Systems in den 459.
Florideen 547 569 642.
Foeniculum officinale 696.
Formen, endemische 205.
Frenela 223.
Fritillaria imperialis 530 532; F. persica 534.
Fruchtkörper 58: F., Bienenwabenform 61; F., Geflechtform 61; F. mit Hülle 61; F. mit einfacher Hülle 61; F., hüllenloser (nackt), 61; F., mit Rinde 61; F., Strauchform 61; F., Uebersicht des Vorkommens 58.
Fructification in Conidien 69; F. in nackten Fortpflanzungszellen 66.
Fucaceen 641.
Fuchsia 246.
Fucus vesiculosus 539.
Fuligo 149; F. varians 34 149.
Fusionsplasma, Bestandtheile 29; F., Bewegung 30; F.. Dauer 31; F., Farbstoffe 30; F., Form, Grösse 30; F., Nahrungsaufnahme 31; F., Theilung 31; F., Vorkommen 32.
Fusionsplasmodium 25; F., Entstehung 25; F., Structur 28.
Galanthus nivalis 536.
Galipea macrophylla 604.
Gallertscheiden 624.
Galtonia 633; G. candicans 526.
Gattungsbegriff 264.
Geisseln 564.
Geranium sanguineum 636; G. striatum 636.
Gerbstoffe, mikrochemisch. Nachweis 608.
Gerüstsubstanz 28.
Gesneraceen 434.
Gesträuche, blattlose 480.

Gewächse, autotrophe, ohne Laubblätter 489; G., parasitische 486; G., saprophytische 489.
Gingko 301; G. adiantoïdes 207; G. biloba 227.
Globoide, Gestalt, Grösse, Isotropie, Verbreitung, Zusammensetzung, chemische der, 572.
Glaziovia 293.
Glycogenmasse 508.
Gnetum 200.
Goodeniaceae 486.
Grenzhäutchen 649.
Gramineen 605.
Grana 551 552.
Grevillea 218 446.
Grundmasse 501.
Guajacum officinale 595.
Guttulina 134; G. aurea 134; G. sessilis 134.
Guttulineae 132.
Gymnococcaceae 126.
Gymnococcus 126; G. Fockei 14 20 35 126; G. perniciosus 14 126; G. spermophilus 127.
Gymnospermen, Charaktere der, 299.
Gyrocarpus 438.
Haematochrom 566.
Hakea 446.
Halbsträucher 488.
Halimeda 599.
Hapaxanthische Gewächse 488.
Haplococcus 102; H. reticulatus 36 37 39 102.
Hartwegia comosa 561.
Heliconia 436; H. farinosa 617.
Helleborus 249 269; H. foetidus 630.
Hemerocallis flava 613.
Hemiarcyria 160; H. rubiformis 41 42 49; H. serpula 50 160.
Hemmungsbildungen 89.
Hepatica triloba 247.
Heracleum Sphondylium 695.
Hesperomannia 204.
Hibiscus reginae 634.
Hieracium elongatum 228; H. villosissimum 228; H. villosum 227.
Hippophaë rhamnoides 634.
Holzparasiten 488.
Holzpflanzen 487; H., blattlose 488.
Homalonema 436.
Hoya carnosa 614.
Humulus 606; H. Lupulus 515.
Hyacinthus 513; H. non scriptus 562.
Hyaloplasma 7 505.
Hyalotheca mucosa 546.
Hydrodictyon 517.
Hydrotropismus 83.
Hydrurus 599.
Hymenocallis 342; H. adnata 312.
Hymenomyceten 518 419.
Hypnocysten 90.
Hyporhamma reticulatum 160.
Hypochlorin 556, Reaction 556.
Hypothallus 41.
Hysterophyten 434.
Ignatia 641.
Imatophyllum cyrthantiflorum 516.
Impatiens parviflora 561.
Inflorescenz 311.
Innenhäutchen 649.
Intercellularsubstanz 627.
Interfilarmasse 505.
Intine 630.
Intussusceptionstheorie 586 647.
Iriarteen 436.
Iris Pseudacorus; I. xiphium 520 521.
Isoëtes 565.
Juncus 651.
Kalk, Ablagerung 72; K., Aufnahme 72; K., kohlensaurer 29; K., oxalsaurer 17.
Kalkkrusten 598.
Karyokinese 530.
Kentia sapida 443.
Kern 8.
Kerne, amöboide 95.
Kernfaden 531.
Kernfigur, achromatische 533; K., chromatische 531.
Kerngerüst 525; K. des fertigen Tochterkerns 533.
Kernkörperchen 523.
Kernmembran 522 525 533.
Kernsaft 524.
Kernverschmelzung 539.
Kerntasche 503.
Kerria japonica 597.
Kieselsäure 74 605.
Klebermehl 568.
Kleister 584.
Klima 482.
Klopstokia cerifera 615.
Knotennetztypus 47.
Korkzellen 613.
Körnchenplasma 7 505.
Kräuter 488; K., einjährige 488; K., zweijährige 488.
Krystalldrusen, Entstehung 596.
Lachnodes 204.
Lachnobolus 170; L. circinans 51.
Lactarius deliciosus 519.
Laminaria 665.
Lamproderma 156; L. arcyrioides 43 156; L. columbinum 157; L. physarioïdes 157; L. violaceum 156.
Längsspaltung d. Fadensegmente 534.
Lauraceen 434.
Langsdorffia 293.
Larix europaea 613.
Laternentypus 47.
Lathraea squamaria 525 578 579.
Lebermoose, Oelkugeln der 608.
Leguminosen 434.
Leitertypus 47.
Lemna 561.
Leocarpus 148; L. fragilis 41 148; L. verrucosus 28.
Lepidoderma 152; L. Carrestianum 43 57 152; L. tigrinum 43 73 79 152.
Leptomitus 509 523.
Leptophrys 109; L. vorax 13 14 17 18 109.
Leuciten 540.
Leucojum vernum 539.
Leukoplasten 540 546; L., Funktion 547; L., Gestalt 547; L. Verbreitung 547.
Libocedrus 222 223.
Licea 171; L. flexuosa 171.
Liceaceen 171.
Lilium candidum 525 536.
Limanform 14.
Lindbladia 172; L. effusa 61 172.
Lindenia vitiensis 318.
Linum usitatissimum 561.
Lipochlor 555.
Lipochrom 553.
Lithospermum 599; L. officinales 601.
Livistona australis 443.
Loganiaceen 434.
Lomatia 218.
Lonicera Xylostum 552.
Loranthus 623.
Lupinus Meteus 572 573.
Lycogala 166; L. epidendron 28 66 168; L. flavo-fuscum 8 50 59 66 167.
Lygodium 183.
Lycopodium annotinum 631; L. clavatum 272; L. inundatum 242.
Lythraceen 434.
Macrocysten 92.
Malpighiaceen 434.
Malva vulgaris 623.
Mammea 438.
Mamillaria elongata 632.
Mangroven 433.
Manihot grandiflora 352; M. laurifolia 352.
Marantaceen 436.
Marattia 602.
Marattiaceen 628 630.
Marcgraviaceen 442.
Marchantia 634.
Marchantiaceen 624.
Marsilia 565; M. macrocarpa 580; M. salvatrix 580.
Marsiliaceen 624.
Mastigomyxa 21; M. avida 8 10 11 66 85.
Mauritieen 436.
Maxillaria triangularis 549.
Medicago arborea 630.
Melanodendron 204.
Melastomaceen 434.
Membranbildung, simultane 645; M., succedane 646.
Membranfaltungen 629.
Membranporen 629.

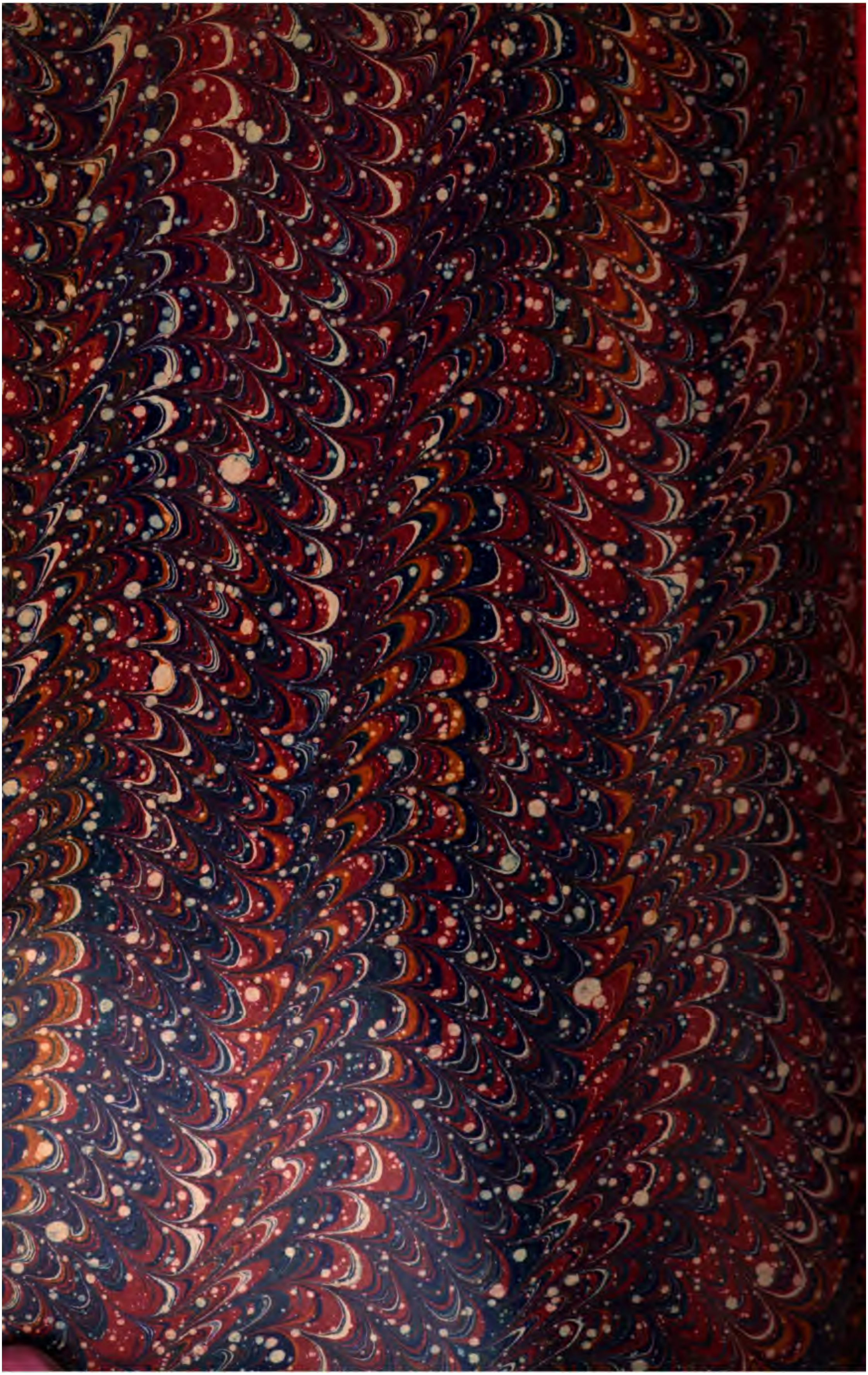
Membrantüpfel 629.
Membranen, verkorkte, chemische Constitution 611.
Menispermaceen 434.
Mercurialis perennis 353.
Mesembryanthenum 446.
Mesocarpus 542 677.
Metabolie 7.
Metakinesis 532.
Metaplasma 508.
Methode der Gewebespannung 693; M. plasmolytische 693.
Micellen 663.
Micellverbände 663.
Microcysten 90.
Microdictyon 517.
Microsomata 7.
Microsomen 504.
Microglossa 204.
Mirabilis longiflora 318.
Mnium 553.
Momordica Charantia 600; M. echinata 600.
Monadinae 99; M. azoosporeae 99; M., Substrate lebende der 4; M. zoosporeae 115.
Monadopsis vampyrelloides 36 209.
Monocotylen, Uebersicht d. Eintheilung 320.
Moose 488.
Moraceen 434.
Morchella esculenta 519.
Mucor 519.
Musa 436 571; M. Hillii 575; M. paradisiaca 595.
Muscineen 565.
Mycetozoën 564; M., Bestandtheile 70; M, chemische Wirkung ihres Plasma 88; M., Einfluss der Electricität 79; M., Einfluss des Lichtes 80; M., Einfluss der Schwerkraft 82; M., Einwirkung höherer Temperaturen 77; M., Einwirkung niederer Temperaturen 78; M., Formenkreis der 7; M., historische Uebersicht ihrer Systematik 95; M., hypertropische Wirkungen der 89; M., Schwärmer 78; M., Stellung der im System 1; M., Uebersicht ihrer Färbung 75; M., Verhalten gegen chemische Reagentien 87; M., Verhalten gegen Gase 84; M., Verhalten gegen Kohlensäure 87; M., Verhalten gegen mechanische Einwirkungen 83; M., Verhältniss der, zu den Monadinen 1; M., Verhalten gegen Sauerstoff 84; M., Schwärmer der Nahrungsaufnahme 10; M., Schwärmer, Theilung der 10 11; M., Schwärmerbildung, Verbreitung der 12.
Myriophyllum spicatum 628.
Myrsineen 434.
Myristica moschata 592.
Myrtaceen 434.
Myxastrum 113; M. radians 31 113
Myxanmoeben 35.
Myxodictyon sociale 32.
Myxomyceten 3 512 523.
Myxomycetes aplasmodiophori 131.
Nectarien 248.
Neottia nidus avis 449.
Nepenthaceen 435.
Nervation der Blätter 309.
Netztypus 44.
Neuseeland 448.
Niederschlagsmembranen 667.
Nitella 688.
Nuclein 527.
Nucleo-Hyaloplasma 523.
Nucleo-Microsomata 523.
Nucleolen 523 533.
Nucleolus, feinere Structur 524; N., Funktion 524; N., Grösse 524.
Nuphar 636.
Nymphaea 630.
Ochrosia coccinea 515.
Oedogonium 523 542 564.
Oeltropfen 558.
Oenothera biennis 649.
Oleaceen 434.
Olinia capensis 350.
Olpidiopsis 519 554; O. Saprolegniae 22.
Oncidium 552; O. janeirense 558; O. leucothilum 604.
Onobrychis montana 630.
Orchideen 433 561.
Ordnungen mit vorwiegend oder ausschliesslich australem Charakter 472; O., allgemein in der tropischen, australen und borealen Florenreichsgruppe verbreitet 461; O. mit vorwiegend oder ausschliesslich tropischem Charakter 469; O. in einzelnen Theilen zweier Florenreichsgruppen, auf Amerika und die alte Welt beschränkten tropisch-austral-boreal verbreiteten 466.
Ordnungsbegriff 271.
Ortegia hispanica 356.
Osmose, capillare 668; O., moleculare 668; O., diatagmatische 667.
Paeonia 269 569 570 571; P. officinalis 649.
Palmen 433 441.
Palmellaceen 517.
Pandaneen 433 441.
Pandanus utilis 340.
Pandorina 20 236.
Pandorineen 517.
Papaveraceen 515.
Paramylonkörner, ringförmige 590
Paramylum 17 29.
Paramylon, Entstehung, Gestalt, Structur 590.
Paranucleolus 536.
Paraplasma 505.
Pedicularis sylvatica 633.
Pelargonium clandestinum 221; P. cortusaefolium 221; P., grossularioïdes 221; P. multibracteatum 221; P. quinquelobatum.
Penicillium plaucum 519.
Penium 602.
Pentastemon 230.
Peperomia 696.
Perichaena 169; P. corticalis 51 91 92 169.
Perichaenaceae 169.
Perine 630.
Peritricheen 137; P., Sterconemata der 46.
Peronospora 519.
Persoonia 218.
Petalen 245.
Petrobium 204.
Peysonallia squamaria 547.
Peziza coerulea 519.
Pflanzen, celluläre 499; P., nicht celluläre 499.
Pflanzengeographie, biologische 482.
Pflanzenschleime 620.
Phaeophyceen 518.
Phajus 581; Ph. grandiflorus 520 521 547 583.
Phallus caninus 596.
Phanerogamen, phylogenetische Anordnung der Merkmale für die Eintheilung der 240.
Phaseolus 516; Ph. vulgaris 696.
Phoenix 436 439.
Phycochromacum 517 541.
Phycocyan 555.
Phycoerythrin 555.
Phycophaïn 555.
Phylica arborea 211.
Phyllocladus 300.
Phyllome 241.
Physareen 144.
Physarum 144; Ph. didermoides 39; Ph. leucophaeum 41 144; Ph. sinuosum 45 57 145; Ph. virescens 30 75 146.
Phytographie, Fortentwicklung, heutige 284; Ph., Geschichte 277; Ph. Verhältniss zur Systematik 275.
Pigmentbildung 74.
Pigmentzellen 77.
Pilobolus 573 596.
Pilularia 565.
Pinguicula 525.
Pinus 183; P. Cembra 207; P. Goethana 207; P. hepios 207; P. Laricio 207; P. montana 207; P. nigra 633; P. Palaeo-Cembra 207; P. Palaeo-Laricio 207; P. Palaeo-Strobus 207; P. Pinea 569 633; P. posttae-

diformis 207; P. Prae-Cembra 207; P. praepumilio 207; P. praesylvestris 207; P. praetaediformis 207; P. Pumilio 207; P. sylvestris 207 634 638 639.
Piperaceen 434.
Pisum sativum 579.
Plantago Psyllium 621.
Plasma 7; P., Schichten des 14; P., Structur des 28.
Plasmakörper 498; P., Aggregatzustand 685; P., Gestalt 503.
Plasmodien, Farbstoffe der 29; P., Form und Grösse 30.
Plasmodienstadium 22.
Plasmodiocarp 57; P., Uebersicht des Vorkommens 58.
Plasmodiophora Brassicae 66 129.
Plasmodiophoreae 129.
Plasmodium, Bewegungsfähigkeit 28; P., Dauer des 29; P., Nahrungsaufnahme des 31; P. Theilungsfähigkeit 31; P., Vorkommen bei anderen Organismen 31.
Plasmolyse 692.
Plastiden 540.
Plastin 510.
Platenia 293.
Pleone 663.
Podostemaceen 605.
Podocarpus latifolius 643.
Podosira Montagnei 542.
Polioplasma 505.
Polypodium ireoides 574.
Polysphondylium 136; P. violaceum 18 29 68 136.
Polytrichum 674; P. juniperinum 692.
Poren, gelöste, Entstehung, Function 638.
Portulaca grandiflora 613.
Pothos 597.
Primordialschlauch 502.
Primula farinosa 216; P. magellanica 216.
Pringlea antiscorbutica 449.
Protomoeba agilis 18; P. primitiva 18.
Proteinkörner 569; P., Häutchen der 570.
Proteinkrystalle, Eigenschaften, krystallographisch.,Gestalt 575; P., Quellung 576, Schichtung 577, Verhalten optisches, der, 577; P. in Zellkernen 525.
Proteinkrystalloide 557.
Proteinstoffe, active 508; P., Reserve- 508.
Protomonas 120; P. amyli 8 14 16 26 27 40 121 122; P. Huxleyi 124; P. primitiva 18; P. Schultzeana 18; P. Spirogyrae 55 123.
Protomyxa 128; P. aurantiaca 20 28 31 34 128.
Protoplasma 505.
Pseudoparenchym 656.
Pseudoplasmodium 23 24.
Pseudopodien 14.
Pseudospora 117; P. aculeata 117 P. Bacillariacaecum 120; P. maligna 8 10 120; parasitica 8 34 118.
Pseudosporeen 115.
Pseudosporidium 128; P. Brassianum 13 14 15 16 18 19 55 126.
Pulmonaria mollis 570.
Pyrenoide 544; P, Function 546 580; P., Verbreitung 545; P., Zusammensetzung 545.
Pyrola 526.
Phytium 539.
Quellungsmaximum 661.
Quellungsachsen 663.
Quellungscapacität 661; Aenderung der, 667.
Quercus 220 440; Qu. sessilflora 635; Qu. suber 606.
Raillardia 204.
Ranunculus acer 248.
Raphia 436; R. vinifera 438.
Ravenala 436.
Redivive-Gewächse 488.
Reesia amoeboides 22.
Renealmia 436.
Restiaceen 446.
Reticularia 159; R. atra 159; R. lycoperdon 41 51 61 159.
Reticulariaceen 158.
Rhamnus Frangula 641.
Rhinanthus 599.
Rhizidium 519.
Rhizophoraceen 434.
Rhodophyceen 618.
Ricinus 569 571 575; R. communis 353 597 609.
Robinsonia 204.
Robinia Pseudocacia 603.
Ropala 218.
Rosettenträger 488.
Rozella 22 519 562.
Rubiaceen 434.
Ruppia 305.
Saccharomycos cerevisiae 517.
Saccharum officiarum 615 616.
Sagus 436.
Salisburia adiantifolia 207 301.
Salvia sylvestris 621.
Samen 251.
Sapindaceen 434.
Saponaria depressa 355.
Sapotaceen 434.
Saprolegnia 519 523 539 564 568.
Saprolegniaceen 591.
Sarsaparillwurzel 579.
Sauerstoff, Einwirkung auf Amöbenzustände 85; S., Einwirkung auf Dauerzustände 86: S., Einwirkung auf Plasmodienzustände 85; S., Einwirkung auf Schwärmer 85.
Schizomyceten 517.
Scitamineen 432.
Sclerotien 90.
Sclerotienbildung, Ursachen der 93
Scorzonera hispanica 514.
Selaginella 630.
Senecio crispatus 228.
Sepalen 245.
Sexualorgane 250.
Sieb-Felder, -Platten, -Poren, -Röhren 640.
Silene Cucubalus 596.
Silybum marianum 571 573.
Siphoneen 517.
Siphonocladus 517.
Sippen, Areale 415.
Sippenareale, einzelne discontinuirliche, 220.
Sippen, Umformungen bei Constanz der äusseren Verhältnisse 225; S., Spaltungen 225 226; S., Umformungen bei periodischem Wechsel der äusseren Verhältnisse 216; S., Ursprungsgebiete 421; S., Wanderungsfähigkeit 413.
Soja hispida 603.
Solaneen 434.
Solanum tuberosum 573 581 695; S. dulcamara 549 552.
Solitär 569.
Sorbus aucuparia 549 550; S. torminalis 514.
Sorghum bicolor 615 616.
Sorophoreae 131.
Spaltung in geographisch getrennte Repräsentationssippen 229.
Spannungen, hygroskopische 682; S., hygroskopische, Kreuzung der dynamisch wirksamen Zellen bei 683.
Sparganium 577; S. ramosum 576.
Spartina arundinacea 211.
Spathicarpa platyspatha 341.
Spathiphyllum 436.
Sphaerokrystalle, Entstehung 596; S. des Inulius 607.
Sphaeroplea 509 566; Sph. annulina 517.
Spielarten 263.
Spielformen 263.
Spinacia glabra 579.
Spindelfasern 533; S., Zahl der 535.
Spirem 531.
Spirogyra 506 509 523 525 535 689; S. setiformis 595.
Spirophora 101; Sp. radiosa 13 15 102.
Sporen 51; S., chemische Beschaffenheit 53; S., Colorit d. 53; S., Keimung 55; S., Reservestoffe 53.
Sporocyste, einfache, Entwicklung der 61.
Sporocysten, Bau 39; S., Columella 42; S., Entwicklung d.

Sporen 62; S., Hülle 39; S. Stiel 41.
Sporocystenhaut, Verdickungen 41
Spumaria 153; S. alba 45 47 59 183.
Spumariaceae 152.
Stärke, formlose oder lösliche 586
Stärkebildner 540 546.
Stärkeheerde 544.
Stärkekörner 556; S., Anisotropie 583; S., Entstehung und Wachsthum zusammen- und halb zusammengesetzter 588; halb zusammengesetzte 581; S., Kern der 580; S., Ursache der Schichtung 581; S., zusammengesetzte 579; S., Zusammensetzung, chemische 584.
Stärkeskelett 585.
Stammsucculenten 488.
Staphylea pinnata 520.
Statice 317.
Stauden 488.
Staurastrum 602.
Stemoniteen 154.
Stemonitis 154; S. ferruginea 62 155; S. fusca 75 135.
Sterculieen 434.
Stereonemata 43.
Stereonemeen 143.
Sternform 532.
Stipa pennata 636 684.
Strahlentypus 43.
Stratiotes aloides 634.
Strauchtypus 45.
Streifung 643.
Strelitzia 436; S. ovata 615 616; S. reginae 549 557.
Stroma 550 554.
Structur der Amoebenformen 13; S., feinere, des Kernfadens 534.
Strychnos 641.
Stuartia monadelpha 209.
Stufenfolge d. höheren Pflanzengruppen u. ihre Ausbreitung 176
Stylidiaeae 446.
Styraceen 434.
Suberio 611.
Syagrus 293.
Symphytum officinale 623.
System, Bedeutung der ontogenetischen Periode für das 235; S., natürliches, Begriff 233.
Tagmen 663.
Taxodium distichum 207.
Taxus 597 670.
Tephroseris rivularis 228; T. sudetica 228.
Terebinthinae 434.
Tertiärarten, Heraufreichen in d. Gegenwart von 207.
Tetramyxa 131; T. parasitica 51 66 131.
Thallophyten 574; Th., indirecte Kerntheilung bei den 537.
Thermotropismus 79.
Thuja 222.
Tilia 623.
Tilmadoche 148; T. mutabilis 44 141.
Tinnantia fugax 579.
Tochterkerne 532.
Tochterknäuelform 532.
Tolypothrix lanata 518.
Tonoplast 693.
Torenia asiatica 562; T. Fournieri 650.
Trachycarpus 225.
Trachymene 207.
Tradescantia 516; T. albiflora 561; T. discolor 594; T. pilosa 246; T. virginica 529 686.
Trapa natans 305.
Trichia 161; T. fallax 41 161; T. Jackii 49 162; T. varia 49 162.
Trichiaceen 159.
Trichilia 438.
Trientatis americana 230; T. europaea 230.
Tristicha hypnoides 604.
Trollius altaicus 230; T. americanus 230; T. asiaticus 230; T. europaeus 230; T. laxus 230; T. Ledebourii 230.
Tropaeolum aduncum 563; T. majus 569 622.
Trophoplasten 590.
Trophotropismus 84.
Tubulifera 173; T. umbrina 173.
Tubulina 172; T. cylindrica 51 59 61 172; T. effusa 173; T. fragiformis 172; T. stipitata 42 T. umbrina 61.
Tüpfel, einfache 635, gehöfte 635, rundliche 636, spaltenförmige 636, verzweigte 636.
Tüpfelhof 637.
Tüpfelschliesshaut 635 637; T., Margo 637, Torus 637.
Turgor 692.
Turgorkraft, Analyse der 693.
Ulmus campestris 601.
Ulva bullosa 542.
Ulvaceen 517.
Umänderungsbedingungen für Organisation und Wohnort 184.
Urania 436:
Uredineen 566.
Urospermum 242.
Urospora 567.
Urtica dioica 575; U. nivea 600; U. urens 515 526 529.
Urticaceen 599 605.
Usnea 674.
Ustilagineen 519.
Utricularia 305 526.
Vaccinium Myrtillus 264; V. Oxycoccos 264; V. stamineum 265; V. uliginosum 264; V. Vitis Idaea 264.
Vacuolen 9 498; V., Entstehung der 502 606.
Vallisneria 317.
Valonia 517.
Vampyrella 103; V. Gomphonematis 108; V. multiformis 107; V. pedata 41 106; V. pendula 13 37 40 105; V. polyblasta 108; V. Spirogyrae 14 20 37 40 104; V. variabilis 27 37 106.
Vampyrellidium pallidum 73 100; V. vagans 55 90 100.
Vaucheria 517 518 542 564 688; V. sessilis 558.
Verbenaceen 434.
Verbindungsfäden 645.
Vegetation, Fortdauer der Entwicklung 177.
Vegetationsklassen 481.
Vegetationszonen der Erde 493.
Vernonia 204.
Veronica triphyllos 633.
Vicia 569: V. Faba 516.
Victoria regia 516.
Vielhautbildung 39.
Vinca major 644; V. minor 515.
Viola 575.
Viscum 623; V. album 648.
Vitis 569 571; V. vinifera 572.
Vochysiaceen 442.
Vollzellbildung 654.
Wachsthum, actives der Zellmembran 698.
Wachsüberzüge, Entwicklung 617 W., in Körnchen 614, in Krusten 615, in Stäbchen 616.
Welwitschia 300 597; W. mirabilis 438.
Werth der Sippenbegriffe subordinirten Ranges 255.
Widdringtonia 223.
Wielandia elegans 314.
Wimpern 564.
Woodsia glabella 183; W. hyperborea 183.
Woronina 22 519 564.
Xantholeuciten 540.
Xanthorrhoea 446.
Xanthosia 217.
Xyrideen 446.
Zea Mays 579.
Zellbildung bei den Ascomyceten 655; Z., freie, im Embryosack 655; Z., bei den Sphaeroplea 655.
Zellen, anorganische 668; Z., künstliche 668.
Zellflächen 656.
Zellfusion 654 656.
Zellkern, chemische Beschaffenheit 526; Z., Funktion 521; Z., Gestalt 520; Z., Grösse 520; Z., Nachweis 511; Z., Volumänderungen 521.
Zellkerne, Verbreitung bei den Thallophyten 516; Z., direkte Theilung 528; Z., Fragmentation 528; Z., indirekte Theilung 530; Z., Neubildung 527; Z.,

Verbreitung der, bei den Cormophyten 514.
Zellkörper 656.
Zellmembran, Aufnahme von Wasser, von gelösten Stoffen durch die 679 680; Z., Dehnbarkeit 663; Z., Festigkeit 663; Z., Tragfähigkeit 663.
Zellplatte 645.
Zellsaft, Constitution, chemische 607.
Zelltheilung 654; Z. bei Basidiomyceten 656; Z. bei Conferva 656; Z. bei Diatomaceen 656; Z. bei Spirogyra 655.
Zellverjüngung 654; Z. bei den Peronosporeen 655; Z. bei den Pollenzellen 654; Z. bei den Spermatozoiden 655.
Zellverschmelzung 656; Z. bei den gegliederten Milchröhren 657; Z. bei Tracheen 657; Z. bei Plasmodien 657.
Zellwände, anticline 699; Z., pericline 699; Z., rechtwinklige Schneidung 699; Z., excentrisch verdickte 631.
Zingiberaceen 436.
Zoocysten 33; Z., amöbenbildende, Art der Entleerung 38; Z., amöbenbildende, Bau 36; Z., amöbenbildende, Entleerung 38; Z., amöbenbildende, Grösse 36; Z., amöbenbildende, Gestalt 36; Z., amöbenerzeugende 33; Z., amoebipare 37; Z., sporenbildende 33 34; Z., sporenbildende, Art der Entleerung 35; Z., Zoosporen bildende, Gestalt, Grösse 35; Z., Zoosporen bildende Struktur 34.
Zoocystencysten, Gestalt der amöbenbildenden 36.
Zygnema 542 624.
Zygnemaceen 517 624.

Breslau, Eduard Trewendt's Buchdruckerei (Setzerinnenschule).



SCHENK c.1
Handbuch der botanik, vol.III
1884

DATE
ISSUED TO

Return this book on or before the last
date stamped below